АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
17 OCT 1950
SERIAL Ex.447

EXD

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Zoo-Rev.
Nov-
Nat
Arch

том XXIX, вып. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1950

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

Р Е Д А К Ц И Я:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), А. А. ЗАХВАТКИН (зам. редактора),
Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН,
Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, С. И. ОГНЕВ, А. А. СТРЕЛКОВ

1950

ТОМ XXIX сентябрь — октябрь ВЫПУСК 5

Адрес редакции:
Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова,
Редакция зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

ВРЕДНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МАЛОГО СУСЛИКА В МОЛОДЫХ ПОСАДКАХ ДУБА СТАЛИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

А. С. СТРОГАНОВА и К. А. ЮДИН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Из практики степного лесоразведения в нашей стране известно, что древесные и кустарниковые посадки, особенно в первые годы их жизни, сильно страдают от различных вредителей, в том числе от некоторых грызунов. Зайцы, а из мышевидных грызунов водяная крыса и другие виды причиняют значительный вред лесному хозяйству (А. А. Силантьев [5], А. С. Мальчевский [2] и др.) и в некоторые годы существенно тормозят его развитие в южных, степных районах. В числе серьезных вредителей лесного хозяйства до сего времени суслики не были отмечены. Летом 1949 г. нами было установлено, что при массовых посадках в открытых степях серьезным вредителем желудей и молодых дубков является малый суслик (Citellus pygmaeus Pall.).

Указанное обстоятельство приобретает в настоящее время особо актуальное значение в связи с тем, что на обширных территориях юго-востока европейской части СССР осуществляется грандиозный план полезащитных лесных насаждений.

В период летних работ на территории Валуйской опытно-мелиоративной станции Всесоюзного института зернового хозяйства (Старо-Полтавский район Сталинградской области) нами собран фактический материал о вредной деятельности малого суслика в молодых посадках дуба, который мы и сочли необходимым опубликовать.

Район, где производились наши исследования, расположен в 75 км к востоку от Волги, в северной части полупустыни. Среди почв преобладают солонцевато-каштановые; растительный покров образует формации полынно-типчаковой и полынно-камфоросмовой степи.

На землях станции и смежного с ней совхоза им. В. М. Молотова дубки были посажены гнездовым способом по методу акад. Т. Д. Лысенко в 20-х числах апреля 1949 г. Посадки были произведены опытной станцией на поливных и неполивных землях с посевом в междурядье сельскохозяйственных культур: проса, кукурузы, подсолнечника. В совхозе им. В. М. Молотова мы обследовали только дубки, высаженные рядами на суходоле, без посева культур в междурядье.

Первые всходы дубков появились в середине мая, массовые — в конце мая — начале июня. Отдельные всходы после прошедших дождей наблюдались в конце июня и даже в начале июля. К середине июля высота дубков достигала 14—18 см, корни проникали в землю на 25—30 см, деревца имели 6—8, а некоторые 10 листочков.

Повреждения молодых дубков сусликами отмечены в последней декаде июня; наибольшее число повреждений наблюдалось в первой декаде июля. Эти сроки совпадают с наибольшей активностью и расселением сусликов.

Лето 1949 г. отличалось значительной сухостью и высокими темпера-

турами воздуха. Вследствие этого к середине июня вся степная растительность высохла и выгорела. Суслики в поисках зеленого корма с прилегающей к посадкам дуба залежи переселились на посевы дуба с просом. Таким образом, эта залежь явилась рассадником сусликов, численность которых, однако, по подсчету нор (42 норы на 0,25 га) была невысокой (как и во всем районе в этом году). Повреждения были отмечены только на неполивном участке с посевом проса в междурядье. Просо в данном случае, видимо, явилось «приманкой» для сусликов.

Рис. 1 Молодой дубок, подкопанный и объеденный малым сусликом. (Фото К. А Юдина)

Рис. 2. Копанки сусликов у корней дубков и объеденный ими стволик. (Фото К. А. Юдина)

При обследовании опытного поливного участка дубков (расположенного в 400 м от указанного выше) с посевом в междурядье кукурузы, подсолнечника и проса повреждений и нор сусликов не обнаружено. Повидимому, периодическое затапливание участка водой препятствовало проникновению туда зверьков. Не отмечено также повреждений сусликами молодых дубков и на суходоле без полива и без посева в междурядье культур (земли совхоза им. В. М. Молотова). Отсутствие повреждений здесь объясняется, вероятно, тем, что весной на ближайших участках целины и залежи произведено интенсивное истребление сусликов. По той же причине норы сусликов и повреждения ячменя по краю прилегающего к посадкам поля наблюдались очень редко. В середине июля здесь были проведены прополка и рыхление почвы.

Повреждения имели различный характер: у одних дубков были объедены только листочки, у других — листочки и стволики, у большинства же дубков выкопаны и съедены желуди и повреждены корни (рис. 1—3). Бесспорно, что такие повреждения на первом году жизни дубков не могут не отразиться на их дальнейшей судьбе. Возможно, что часть из них оправится и выживет, но подавляющее большинство (около 80%) поврежденных дубков погибло, как это и было установлено при последующих наблюдениях.

Копанки у гнезд дубков, множество разбросанных оболочек и характерно обгрызенных семядолей желудей (со следами резцов) ясно свидетельствовали о вредной деятельности сусликов. У входа в норы, кото-

рые суслики здесь же выкопали, наблюдалось большое количество огрызков желудей и зеленых стеблей проса. В желудках отловленных здесь сусликов и в их экскрементах у нор отмечены также частицы желудей. Все отловленные суслики были молодые, рождения этого года. Представляет интерес тот факт, что суслики выкапывают желуди из земли с глубины 7—8 и даже 10 см (глубина посева желудей). Как они их обнаруживают — остается неясным.

Рис. 3. Образцы повреждений молодых дубков малым сусликом. (Фото В. А. Фоканова)

Подсчет повреждений, произведенный на этом участке, показывает, что около 30% молодых дубков были повреждены сусликами. Местами количество повреждений доходило до 50%, в отдельных гнездах не было ни одного здорового деревца. При обследовании участка в середине августа — сентябре новых повреждений не отмечено, так как молодые суслики к этому времени залегли в спячку, а старые залегли значительно раньше (в первой половине июля).

Ниже приводится таблица учета нор сусликов и повреждений сусликами дубков по рядам посева на обследованном участке площадью около 1 га (протяженность ряда 700 м). Учет производился 17—20 июля совместно с энтомологом станции М. Г. Фроловой, проводившей наблюдения над вредной деятельностью насекомых [1].

[1] М. Г Фроловой отмечены значительные повреждения листьев молодых дубков пчелой-листорезом (Megachila sp.).

№ ряда	Число нор		Число молодых дубков				
	сусликов	мышевидных грызунов	поврежденных		здоровых		всего экз.
			абс.	%	абс.	%	
1	49	3	485	34,2	935	65,8	1420
2	23	—	404	29,1	975	70,9	1376
3	14	3	405	27,7	1057	72,3	1462
4	47	1	520	36,0	924	64,0	1444

Как видно из таблицы, наибольшее число нор сусликов приходится на ряды, расположенные ближе к залежи (ряд № 1) и к просу (ряд № 4), посеянному на прилегающем к лесной полосе участке. Размер повреждений в указанных рядах также выше, чем в средних рядах. Просо в междурядье и по краю поля было сильно поедено сусликами.

Выводы

1. В условиях степного лесоразведения малый суслик, при определенных условиях, может выступать как весьма серьезный вредитель. Учет повреждений, причиненных малым сусликом (Citellus pygmaeus Pall.), показал, что даже при сравнительно невысокой численности популяции суслика вред, наносимый им молодым дубкам, может быть очень велик (до 50%, в среднем бывает повреждено 30% всходов).

2. При использовании междурядовых пространств под сельскохозяйственные культуры на лесных полосах, расположенных близ залежи или целины, следует иметь в виду, что эти культуры могут сыграть роль приманки для сусликов и поставить, таким образом, молодые посадки под угрозу повреждений или даже полного уничтожения. Во избежание этого необходимо массовое истребление грызунов на прилегающих участках целины. Также можно рекомендовать распашку прилегающих к полосе залежей.

3. Участки, предназначенные для посадок дуба, и смежные с ними залежи и целины должны быть обследованы ранней весной для выяснения зараженности их сусликами. При наличии даже средней численности зверьков следует проводить массовое истребление их (капканами, выливанием, химическим способом).

Своевременное истребление сусликов на землях совхоза им. В. М. Молотова дало хорошие результаты: молодые посадки дуба и сельскохозяйственные культуры почти не пострадали от вредителей.

4. В районе посадок необходимо взять под охрану зверей и птиц, истребляющих грызунов: ласку, горностая, хоря, лисицу, корсака, ежей, сов, степного орла, сокола-балобана, луней (степного и лугового).

Литература

1. Альтум А. Н., Мыши и значение их в лесном хозяйстве, Лесной журн., вып. 4, 1884.— 2. Мальчевский А. С., «Заячий вопрос» в полезащитных лесных полосах, Природа, № 5, 1947.— 3. Нагибин С. О., О повреждении древесной растительности грызунами, Природа, 1918.— 4. Положенцев П. А., О лесохозяйственном значении мышевидных грызунов, Тр. Башкирского с.-х. ин-та, т. II, 1939.— 5. Силантьев А. А., Вредная деятельность зайцев, водяных крыс и мышей, СПб., 1898.— 6. Фолитарек С. С. и Максимов А. А., Защита лесных посадок питомников и садов от зайцев, Лес и степь, № 9, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ ФИЛИНА (BUBO BUBO L.) В ПОЛУПУСТЫНЯХ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

И. М. ГРОМОВ и Н. М. ПАРФЕНОВА

Зоологический институт Академии Наук СССР

В плане многолетних комплексных исследований, проводимых Зоологическим институтом АН СССР на территории трассы Уральской государственной полезащитной полосы и в пограничных с Российской федерацией районах Западного Казахстана, существенное место занимает изучение биологии хищных птиц.

В настоящей статье излагаются результаты обработки обширного материала по питанию филина, который в виде погадок различной сохранности и скоплений костей из разложившихся древних погадок, был собран в 1949 г. сотрудниками экспедиции ЗИН Н. К. Верещагиным и Н. М. Парфеновой в районе Индерского поднятия. Кроме того, некоторое количество погадок и остатков пищи было собрано у гнезда филина в районе пос. Январцево в 75 км к северу от г. Уральска. Этот материал, а также ряд опубликованных за последнее время статей, посвященных питанию филина, позволяет дать краткую характеристику общих особенностей питания этой птицы и более подробно остановиться на роли его в животной жизни волго-уральских полупустынь, частично уже освещенной в заметке Н. П. Миронова [7].

Индерское солянокупольное поднятие, или «Индерские горы», возвышающиеся на 50—60 м над уровнем окружающей равнины, расположенное на левом берегу р. Урала, приблизительно в 300 км выше его устья, в зоне прикаспийской полынно-солянковой полупустыни, характеризуется интенсивно протекающим карстообразованием, результатом которого являются различные формы погребенного и современного карста в виде трещин, воронок, провалов и пр. (Яцкевич [11]). Наряду с этим склоны холмов и карстовых воронок изобилуют нишами, щелями и различной формы пустотами, образовавшимися в результате выщелачивания наиболее растворимых пород. Подобного рода места служат дневными убежищами для волков, лисиц, корсаков, а из птиц — для филинов. В них были обнаружены скопления погадок этого вида различной степени сохранности, а также костей, выпавших из разрушенных погадок, уже покрытых слоем занесенных в углубления минеральных частиц. Часть костей находилась также и вблизи, на поверхности склонов.

Одна из таких пустот была обнаружена на склоне подковообразного холма Курган-Тау, в 3 м от его вершины. Она имела около 0,7 м в диаметре, при глубине около 1 м. Наряду со старыми, совершенно распавшимися погадками здесь были собраны и совсем свежие, свидетельствовавшие о недавнем пребывании здесь филина. Кости же грызунов из старых погадок были уже покрыты тонким слоем песчано-глинистых частиц. Участок склона под нишей также был усыпан многочисленными костями, часть из которых, повидимому, выбрасывалась лисами и кор-

саками, использовавшими ее в качестве убежища, другая же часть, вероятно, выпала из погадок, сброшенных филином прямо на открытый склон и впоследствии размытых дождем. Другим местом нахождения погадок явилась большая карстовая воронка диаметром 20—25 м и глубиной более 5 м, расположенная у подножья того же холма. У самого ее дна, под навесом из слоев гипса, было собрано значительное количество погадок, большей частью совершенно свежих, а на противоположном склоне в углублении, находящемся у верхнего края воронки, было обнаружено скопление одних только костей. Эта ниша была уже давно заброшена птицами и наполовину заполнена слоем суглинка с захороненными в нем костями из древних погадок. Этот слой достигал 0,5 м толщины; в нижних его частях кости грызунов имели буровато-желтую окраску. Бо́льшая часть остальных костей из распавшихся погадок также в основном принадлежащих филину, была собрана у двух ниш на склоне одного из холмов в центре Индерского поднятия; они были частью уже замыты в новейший делювий склона, имели белую окраску и следы выветривания на поверхности. Кроме того, некоторое количество более или менее современных погадок было собрано и в ряде других пустот и воронок Индера.

Общее количество собранных погадок достигает 120; количество же отдельных костей, включая извлеченные из погадок, превышает 2,5 тыс. Остатки принадлежат 22 видам млекопитающих, 50 видам птиц, 1 виду рептилий и 8 видам членистоногих[1] (табл. 1).

Размеры и форма погадок, характер сохранности костей, не разрушенных под действием пищеварительных соков, как это наблюдается у костных остатков из погадок дневных хищников, соотношение между количеством остатков беспозвоночных и позвоночных в свежих погадках, а также отдельных групп позвоночных животных позволяет с большой вероятностью считать все эти находки остатками пищи филина. Возможно, что в числе разрушившихся погадок были также погадки болотной и ушастой совы и сыча. Однако среди имеющихся нижних челюстей мелких грызунов мы не нашли характерных повреждений в виде округлых отверстий, которые нередко остаются на восходящем отделе челюсти от когтей этого последнего вида, а оба первых бывают в районе Индера лишь в период пролета. Кроме того, филин, наряду с другими видами птиц, ловит также все 3 упомянутых вида сов, так что совместное обитание их вряд ли возможно. Таким образом, если примесь костных остатков, происходящих из погадок сыча, а также болотной и ушастой сов в исследованном материале и существует, то настолько незначительная, что практически ее можно не принимать в расчет.

Туркменской форме филина (Bubo bubo turcomanus Ew.) из северо-западной части ареала, судя по литературным данным, свойственны откочевки на зиму к югу. В частности, довольно интенсивный пролет филинов на широте Красноводска отмечен для октября — ноября; в октябре же они появляются и в приатрекской полупустыне (Исаков и Воробьев [4]). Основываясь на имеющихся в коллекциях ЗИН АН СССР экземплярах из района Кара-Богаз-Гол, добытых в конце февраля, упомянутые авторы считают, что в это время идет обратный пролет филинов на север. Судя по списку пищевых объектов филина на Индере, вряд ли можно предположить, что сколько-нибудь значительное количество этих птиц остается здесь на зимовку: у основных видов млекопитающих, служащих ему пищей, активность резко падает уже с первыми похолоданиями, а бо́льшая часть птиц отлетает к югу. Эти последние, вероятно, являются перед откочевкой основной пищей фили-

---

[1] Остатки птиц определены нами совместно с ассистентом ИЗИФ А. А. Гуреевым, а остатки членистоногих и пресмыкающихся — сотрудниками ЗИН АН СССР Л. В. Арнольди и С. А. Черновым, за что авторы выражают им свою признательность.

Таблица 1

Состав пищи филина в Индерском Приуралье по костным остаткам из современных и полуископаемых погадок

№ п/п	Название животных	Количество			
		особей		костей	
		абс.	%	абс.	%
	Млекопитающие	294	72,5	2069	88,4
	ОТРЯД ГРЫЗУНЫ	276	68,3	2008	85,8
	Сем. Беличьи	23	5,7	118	5,0
1	Желтый суслик (Citellus fulvus)		2,0	21	0,9
2	Малый суслик (Citellus pygmaeus)	15	3,7	97	4,1
	Сем. Тушканчики	126	31,1	1072	46,0
3	Большой тушканчик (Allactaga jaculus)	91	22,5	872	37,0
4	Малый тушканчик (Allactaga elater)	12	3,0	94	4,0
5	Емуранчик (Scirtopoda telum)	6	1,5	24	1,0
6	Земляной зайчик (Allactagulus acontion)	17	4,2	82	3,5
	Сем. Мышеобразные				
7	Мышь домовая (Mus musculus)	1	0,25	1	0,04
	Сем. Хомякообразные				
8	Хомяк обыкновенный (Cricetus cricetus)	1	0,25	1	0,04
	Подсем. Песчанки				
9	Тамарисковая песчанка (Meriones tamaricinus)	16	4,0	90	3,8
	Подсем. Полевки	102	25,4	680	29,8
10	Обыкновенная полевка (Microtus arvalis)	13	3,2	—	—
11	Общественная полевка (Microtus socialis)	7	1,75	215	9,2
12	Степная пеструшка (Lagurus lagurus)	4	1,0		
13	Желтая пеструшка (Lagurus luteus)*	2	0,5	12	0,51
14	Слепушонка (Ellobius talpinus)	65	16,1	390	6,6
15	Водяная крыса (Arvicola amphibius)	11	2,75	63	2,6
	Сем. Зайцы				
16	Заяц русак (Lepus europaeus)	7	1,75	46	2,0
	ОТРЯД НАСЕКОМОЯДНЫЕ				
17	Ушастый еж (Hemiechinus auritus)	11	2,75	51	2,2
	ОТРЯД ХИЩНЫЕ	4	1,0	6	0,24
18	Степной хорек (Putorius eversmanni)	1	0,25	1	0,04
19	Перевязка (Vormela sarmatica)	1	0,25	3	0,12
20	Горностай (Mustela erminea)	1	0,25	1	0,04
21	Ласка (Mustela nivalis)	1	0,25	1	0,04

* Вымерший вид, не добывавшийся на территории СССР за последние 100 лет. Имеются лишь данные о нахождении его в погадках хищных птиц в Центральном Казахстане С. И. Оболенским в 1945 г. (Аргиропуло [1]).

№ п/п	Название животных	Количество			
		особей		костей	
		абс.	%	абс.	%
	ОТРЯД РУКОКРЫЛЫЕ				
22	Myotis sp.?	3	0,75	4	0,17
	Птицы	100	24,8	242	10,3
1	Утка кряковая (Anas platyrhyncha)	3	0,75	6	0,25
2	Свиязь (Mareca penelope)	5	1,2	13	0,55
3	Широконоска (Spatula clypeata)	2	0,5	7	0,3
4	Серая утка (Anas strepera)	2	0,5	3	0,1
5	Шилохвость (Dafila acuta)	1	0,25	1	0,04
6—7	Чирки (два вида)	4	1,0	12	0,51
8	Гоголь (Bucephala clangula)	3	0,75	4	0,17
9—11	Нырковые утки (3 вида)	5	1,2	5	0,2
12	Казарка белолобая (Anser albifrons)	1	0,25	1	0,04
13	Лысуха (Fulica atra)	6	1,5	21	0,9
14—16	Поганки (3 вида)	5	1,2	21	0,9
17	Крохаль средний (Mergus serrator)	2	0,5	2	0,08
18	Чайка (Larus sp.)	2	0,5	12	0,61
19	Крачка речная (Sterna hirundo)	1	0,25	2	0,08
20	Чибис (Vanellus vanellus)	3	0,75	8	0,34
21	Черныш (Tringa ochropus)	2	0,5	8	0,34
22	Бекас (Capella gallinago)	1	0,25	2	0,08
23—24	Песочники (2 вида)	2	0,5	4	0,17
25	Камышница (Gallinula chloropus)	1	0,25	3	0,12
26	Водяной пастушок (Rallus aquaticus)	1	0,25	1	0,04
27	Погоныш (Porzana porzana)	2	0,5	2	0,08
28	Коростель (Crex crex)	3	0,75	3	0,12
29	Ворона (Corvus cornix)	2	0,5	2	0,08
30	Галка (Coloeus monedula)	2	0,5	7	0,3
31	Грач (Trypanocorax frugilegus)	1	0,25	2	0,08
32	Голубь сизый (Columba livia)	1	0,25	1	0,04
33	Горлинка (Streptopelia turtur)	2	0,5	9	0,4
34	Авдотка (Burhinus oedicnemus)	2	0,5	7	0,3
35	Вяхирь (Columba palumbus)	1	0,25	1	0,04
36	Перепел (Coturnix coturnix)	3	0,75	8	0,34
37	Серая куропатка (Perdix perdix)	4	1,0	12	0,51
38	Стрепет (Tetrax tetrax)	6	1,5	14	0,6
39	Скворец (Sturnus vulgaris)	2	0,5	3	0,12
40	Большой пестрый дятел (Dryobates major)	1	0,25	1	0,04
41	Козодой (Caprimulgus europaeus)	1	0,25	2	0,08
42	Степная пустельга (Falco naumanni)	2	0,5	2	0,08
43	Сыч домовый (Athene noctua)	3	0,75	14	0,6
44	Сова ушастая (Asio otus)	2	0,5	3	0,12
45	Сова болотная (Asio flammeus)	1	0,25	1	0,04
46—47	Дрозды (Merula, Turdus)	3	0,75	5	0,21
48—50	Воробьиные (мелкие виды, не менее 3)	4	1,0	8	0,34
	Пресмыкающиеся				
1	Полоз узорчатый (Elaphe dione)	1	0,25	7	0,3
	Членистоногие	9	2,25	20	0,84
1	Навозник-копр (Scarabaeus sacer)	1	0,25	1 *	0,04
2	Жук-носорог (Oryctes nasicornis)	1	0,25	1	0,04
3	Жук-водолюб (Hydrous sp.)	1	0,25	1	0,04
4	Чернотелка (Pedinus sp.)	1	0,25	1	0,04
5	Чернотелка (Tentyria nomas)	1	0,25	1	0,04
6	Чернотелка (Cyphogenia sp.)	1	0,25	1	0,04
7	Азиатская саранча (Locusta migratoria)	2	0,5	10	0,42
8	Фаланга (Galeodes sp.)	1	0,25	4	0,17

* Для беспозвоночных в этой графе указано количество хитиновых остатков.

на, подобно тому, как это по наблюдениям Ю. А. Исакова и К. А. Воробьева имеет место в период зимовки этого вида в юго-восточном Прикаспии. Таким образом, временем накопления погадок на Индере можно считать, в основном, период с марта по октябрь. Используются филином карстовые пустоты Индера и для вывода молодых; гнездо этой птицы было найдено здесь экспедицией ЗИН весной 1950 года.

Что касается стаций, фауну которых можно охарактеризовать на основании изучения остатков пищи филина, то, судя по представленным в них видам, это будут, с одной стороны, пойменные биотопы р. Урала, а с другой — Индерское поднятие и прилегающие к нему участки полынной полупустыни. Минимальным радиусом охотничьего ареала следует в таком случае считать расстояние от места нахождения основного скопления остатков на поднятии до поймы реки, что составляет по прямой не менее 6 км.

В последние годы появился ряд статей, посвященных питанию филина на территории европейской части Союза, начиная от зоны тайги (Теплов [9]) и кончая горными степями Армении (Соснихина [8]). Несмотря на различия в характере исходных данных и в методике их обработки, литературные сведения вместе с нашими материалами позволяют дать общую характеристику питания филина и оценить направление и некоторые особенности осуществляемой этим видом выборочности, а также уловить и некоторые зональные изменения в составе его пищи.

В соответствии со своей величиной филин может ловить более крупных животных, чем другие виды сов,— размером с зайца и молодую лисицу, а из птиц — с глухаря или со стрепета; имеются указания на то, что филин ловит даже молодых косуль и телят северных оленей. Состав пищи на севере более однообразен, чем на юге. В нем характерно преобладание теплокровных животных; лишь в условиях открытого ландшафта южных широт более или менее постоянно, хотя и в незначительном количестве, встречаются рептилии. Единственные известные нам данные о нахождении амфибий приведены в работе Т. М. Кулаевой [5] для Татарской АССР; имеются также литературные указания на то, что неожиданно большую роль они играют в питании филина в условиях лесных Карпат; отмечены они также и для равнинной Германии (Uttendörfer [12]). Тем не менее, общий удельный вес амфибий в питании филина гораздо меньше, чем у таких видов, как неясыть или сипуха. Остатки рыб встречаются лишь в виде исключения.

Количество беспозвоночных в составе пищи увеличивается по направлению к открытому ландшафту юга, что установлено также и для других видов сов; здесь они, хотя и в небольших количествах, но постоянно присутствуют. Это преимущественно насекомые и, в частности, крупные жуки (жужелицы, навозники, чернотелки, жуки-водолюбы) и саранчовые. Питается филин и другими насекомыми, но судить об этом по остаткам из погадок нельзя. Из прочих беспозвоночных на юге в погадках постоянно встречаются остатки фаланг; для Закавказья указывается краб (табл. 2).

Из высших позвоночных определенно преобладают млекопитающие и в частности грызуны, особенно в условиях открытого ландшафта. Мелкие хищники единично встречаются в пище филина на юге, на севере же европейской части Союза отсутствуют, несмотря на относительное обилие их там, как это отмечает В. П. Теплов для Печоро-Ылычского заповедника. Насекомоядные в небольшом количестве встречаются постоянно; в основном — это остатки ежей.

Обычно птицы играют сравнительно незначительную роль в питании филина. Это преимущественно куриные, водоплавающие и врановые. Интересно постоянное присутствие, хотя и в небольшом числе случаев, остатков дневных хищников и сов. Относительное количество птиц в со-

Таблица 2

Встречаемость позвоночных и членистоногих в погадках филина

(в процентах к общему числу особей)

Название животных	Bubo bubo bubo				B. b. interpositus	B. b. ruthenus	B. b. sibiricus	B. b. ruthenus	B. b. turcomanus
	Германия [12]		Альпы [12]	Карпаты [12]	Закавказье [8]	Заволжье [9]	Приуралье [2]	Сев.-зап. Прикаспий [7]	Илерское Приуралье (данные автора)
	зона широколиственного леса	то же, вблизи водоемов	у верхней границы леса		нагорная степь	зона широколиств. леса, пойма р. Камы	таежная зона	полупустыня, пески	полупустыня
Млекопитающие	69,5	27,6	95,0	61,9	93,0	87,6	67,5	84,4	72,5
Грызуны	53,0	26,6	93,2	56,6	90,7	87,6	67,5	77,7	68,3
из них заяц	23,6	13,5	2,1	2,1	0,7	2,4	29,5	6,0	2,5
Насекомоядные	13,1	0,3	1,1	4,6	1,7	—	0,5	6,7	2,8
из них еж	11,6	—	—	4,0	0,3	—	—	6,7	2,8
Хищные	3,1	0,7	0,7	0,7	0,5	—	—	—	—
Рукокрылые	0,3	—	—	—	0,1	—	—	—	—
Птицы	28,9	72,4	1,4	4,7	2,5	6,1	31,5	11,1	24,8
Водоплавающие	0,3	38,9	—	—	1,0	2,4	7,5	?	13,3
Куриные	10,1	9,1	13,0	2,0	0,5	2,4	22,0	?	1,7
Врановые	9,4	7,8	0,1	0,7	1,0	1,3	1,0	?	1,2
Прочие	9,1	16,6	—	2,0	—	—	1,0	?	8,6
Амфибии	0,8	—	3,6	32,0	—	—	—	—	—
Рептилии	—	—	—	1,4	—	1,3	—	4,6	0,2
Рыбы	—	—	—	1,4	—	1,3	0,5	—	—
Членистоногие	0,8	—	—	—	4,5	3,7	0,5	?	2,3

ставе пищи существенно зависит от близости местообитаний филина к водоему и колеблется в зависимости от сезона и урожая грызунов. Так, в случае поселения филина вблизи водоемов птицы могут составлять более 70% всех особей позвоночных, а иногда, в летний период, филин может почти целиком питаться водоплавающей птицей. Такие наблюдения сделаны, в частности, на Рыбинском море [2]. В зимнее время в таежной зоне количество добываемых филином птиц заметно возрастает по сравнению с другими сезонами. Имеются также данные о том, что на южном Каспии пища отлетающего туда на зиму филина почти целиком состоит из птиц (Исаков и Воробьев [4]).

Из грызунов филин ловит главным образом ведущих ночной или сумеречный образ жизни, предпочитая крупные виды, а из мелких те, которые встречаются в значительных количествах. Поэтому мелкие виды мышевидных, живущие не колониально, особенно в период пониженной численности, могут оказаться вовсе не представленными в составе его пищи (хомячки, мыши) или относительное количество их будет занижено по сравнению с другими видами. Как и у других видов сов, колеания численности грызунов оказывают значительное влияние на соот-

[2] По сообщению зав. лабораторией млекопитающих Дарвиновского заповедника И. М. Олигер.

ношение видов грызунов в составе пищи, что хорошо показано в работе Т. М. Кулаевой [5] для Татарской АССР. Следует указать, что в условиях открытого ландшафта филин становится уже менее резко выраженным ночным хищником. Так, если в условиях Западной Европы на более чем 800 особей грызунов встречены остатки лишь одной особи суслика, в условиях европейской полупустыни остатки сусликов составляют уже от 4 до 8%, а еще южнее — в Голодной степи погадки наполовину состоят из костей большой песчанки (Rhombomys opimus) и беловатого ежа (Hemiechinus albulus), т. е. дневного и сумеречного животного. Кроме того, прямыми наблюдениями ряда исследователей отмечается дневная охота филина в зимний период на юге.

Заяц является одним из основных объектов питания филина, главным образом в лесной зоне. Следует, однако, учесть, что анализ погадок дает, как и для других крупных видов позвоночных, преуменьшенное представление о той роли, которую этот вид играет в питании филина, так как от взрослых зайцев обычно остаются объедки на месте поимки в виде головы и костей задних конечностей и по костным остаткам учитываются преимущественно молодые зайцы, которых филин съедает целиком. Таким образом, вопрос о значении более крупных животных и птиц в питании филина может быть решен лишь путем сбора остатков пищи и непосредственными наблюдениями в природе.

Из мышевидных грызунов в лесной зоне, наряду с белкой, филин особенно охотно ловит водяную крысу, причем количество ее в остатках пищи может создать преувеличенное представление о встречаемости этого вида. Это отмечено, в частности, для Печоро-Ылычского заповедника, где водяная крыса в общем редка, а в составе пищи филина преобладает над остальными мышевидными грызунами. Там же, где водяной крысы много, как, например, в пойме р. Камы (Теплов [9]), она настолько преобладает над другими видами мелких мышевидных грызунов поймы, что выборочность ее поедания едва ли может вызвать сомнение.

Из других видов грызунов, в зависимости от ландшафтно-географических условий, в питании филина могут преобладать песчанки, тушканчики, серые полевки, крупные представители хомяков (Cricetus и Mesocricetus), белка.

Благодаря появившейся недавно работе Н. П. Миронова [7] можно составить общее представление об особенностях питания филина в прикаспийских полупустынях — песках северо-западного Прикаспия и прилежащих к Ергеням пустынно-степных районах, с одной стороны, и зауральских полупустынях в районе Индерского поднятия, с другой — и о роли этой птицы в животной жизни ландшафта.

При этом, однако, следует учесть, что данные Миронова характеризуют питание филина, в основном, лишь за один период выкармливания молодых, на основании сборов черепных остатков, собранных у гнезд. Наш же материал представлен остатками из погадок, в отношении сезона точно не датирован и является многолетним. Для того чтобы сделать возможным сравнение, относительная встречаемость различных групп млекопитающих для тех и других материалов вычислена лишь на основании черепных остатков. Следует указать, что для анализа погадок такой способ, в силу различий в сохранности костей черепа у разных видов, дает искаженное представление об истинном соотношении в пище представителей различных семейств, а иногда и родов, и для характеристики истинного соотношения необходим также подсчет по костям конечностей (табл. 3).

Пища филина в Индерском Приуралье весьма разнообразна, что объясняется большим разнообразием здесь фауны млекопитающих и прежде всего грызунов. Однако группа первостепенных кормов всюду состоит из полевок, слепушонки, как это имеет место в песках северо-

Таблица 3

Встречаемость различных млекопитающих в пище филина в полупустынях северного Прикаспия *

Названия животных	Северо-западный Прикаспий [7]		Северо-восточный Прикаспий	Примечания
	пески	приергенинская пустынная степь	индерская полупустыня	
Sciuridae (Citellus)	1/3,6	1/4,6	1/4,5	
Gerbillinae	2/27,5	—	1/5,5	
Microtinae				
Ellobius talpinus	38,3	14,3	31,8	
Microtus	1/7,4	2/42,0	2/17,7	
Прочие виды	—	—	2/3,3	без Lagurus luteus
Dipodidae				
Allactaga jaculus и Scirtopoda telum	6,7	9,2	26,8	
Прочие виды	—	—	2/2,7	
Cricetinae	1/1,8	—	1	1 трубчатая кость Cricetus cricetus
Mus musculus	2,4	7,2	0,2	
Leporidae				
Lepus europaeus	2,7	6,1	3,7	
Insectivora				
Hemiechinus auritus	4,8	3,0	3,9	
Mustelidae	—	—	3	трубчатые кости
	11/100	9/100	18/100	

* Числитель — количество видов, знаменатель — относительное количество особей в процентах от общего числа.

западного Прикаспия и на Индере, или одного или обоих видов серых полевок (M. arvalis и M. socialis). Не менее важную роль играют также песчанки и тушканчики. Первые преобладают в остатках пищи из северо-западных полупустынь, вторые — из северо-восточных; для последних характерно незначительное число хомячков и мышей, всюду составляющих второстепенные корма филина. Это говорит, в частности, о большой

обеспеченности птицы животным кормом в Приуралье. По сравнению с северо-западным Прикаспием она проявляется в возрастании роли птиц в пище индерского филина, более чем в два раза. Это объясняется, с одной стороны, различием в сезонах сбора материалов, а с другой — сравнительной близостью Индерского поднятия к пойме Урала, входившей в охотничий ареал обитавших здесь птиц. Так как наиболее богато птичье население здесь осенью в период пролета, то нужно, очевидно, предположить, что установленный нами состав орнитофауны характерен для осеннего и, вероятно, также зимнего питания филина во время его откочевок к югу.

Как и в других местах, где филин селится у воды (см. табл. 2), основную часть его пищи составляют водоплавающие и другие связанные с водой виды птиц: благородные и нырковые утки, поганки, лысухи, чайки и крачки, кулики (чибис, черныш) и, в меньшей степени, обитатели пойменных зарослей — камышница, пастушок, погоныш. Врановых филин истребляет здесь сравнительно немного; как и всюду, в составе пищи встречены совы. Значительную часть особей остальных видов птиц, не связанных с водой, и здесь составляет серая куропатка, а также перепел и стрепет. Этот последний вид, как и заяц среди млекопитающих, является наиболее крупным видом, о питании которым можно судить по содержимому погадок. Единственная в исследованном материале кость белолобой казарки говорит, повидимому, о том, что у птиц подобной величины филин, в основном, объедает скелет, бросая его остатки вблизи места добычи, подобно тому, как он это делает с глухарем в таежной зоне.

Можно присоединиться к мнению Н. П. Миронова о том, что в условиях не только приволжских, но и уральских полупустынь филин скорее полезная, чем вредная, птица и заслуживает охраны. В этих малоосвоенных в сельскохозяйственном отношении районах особенно существенно иметь в виду помощь филина в истреблении вредных позвоночных на территории южного отрезка будущей государственной лесной полосы Гора Вишневая — Каспийское море и в лесополосах запада Казахской ССР, особенно в первые годы после их закладки. Действительно, можно предполагать, что грызуны, составляющие в Прикаспии основу питания филина, окажутся в той или иной степени вредными для защитных лесополос, так как известно, что они уничтожают семена, всходы и повреждают молодые деревца и кустарники в более северных районах. Другие грызуны известны уже и в настоящее время как хранители возбудителей инфекционных заболеваний человека и домашних животных. Из полезных млекопитающих филин ловит только ежей и мелких хищников. Однако эти последние, как и всюду, встречаются в пище филина лишь единицами, а вред от уничтожения первых по меньшей мере уравновешивается истреблением такого вредителя лесных и кустарниковых посадок, как заяц.

В отношении птиц охотничья деятельность филина в прикаспийских полупустынях не так полезна, как в отношении грызунов: около половины видов, составляющих его пищу, в той или иной степени полезны, но количество их не превышает 12%. Основу питания составляют здесь водоплавающие, и филин почти не ловит мелких насекомоядных птиц, особенно полезных уничтожением вредных насекомых в посадках; однако он уничтожает сов, врановых и серых куропаток. Полезная роль этих последних в лесопосадках и прилежащих к ним участках в Заволжье, выяснившаяся в последние годы (Формозов и др. [10]), особенно значительна.

Однако общий итог истребительной деятельности филина, выражающийся в том, что вредные для человека и его хозяйства виды позвоночных составляют в Индерском Приуралье 68,3% всех поедаемых им особей, безразличные — 14,3%, а полезные лишь 17,2%,— полностью под-

тверждает вывод о пользе этого хищника. К сходному заключению пришли для окрестностей Ворошиловска (Северный Кавказ) А. М. Лютый [6], а для Закавказья Т. М. Соснихина [8]. Последняя установила, что в условиях юга и средней полосы Армянской ССР полезные для человека животные составляют в пище филина лишь 5,5%, тогда как процент вредных возрастает до 83,5%.

Выводы

1. Филин питается в основном теплокровными позвоночными, главным образом грызунами, ведущими сумеречный и ночной образ жизни. Птицы, в основном куриные, водоплавающие и врановые, играют значительную роль в питании лишь в зимний период и при обитании филина вблизи воды, а низшие позвоночные имеют значение лишь заменяющего корма. Роль беспозвоночных увеличивается в условиях открытого ландшафта.

2. Из грызунов филин охотится главным образом за наиболее крупными видами, обитающими в данной местности и имеющими к тому же в данный момент достаточно высокую численность, а из более мелких — за колониальными формами.

3. В волжско-уральских полупустынях основу питания филина составляют полевки и тушканчики, т. е. виды, являющиеся либо потенциальными вредителями полезащитных лесонасаждений, либо хранителями вируса инфекционных заболеваний. Польза, приносимая филином уничтожением вредных грызунов в обследованном нами районе, намного превышает вред от уничтожения полезных птиц, в связи с чем он заслуживает безусловной охраны.

Литература

1. Аргиропуло А. И., Новые данные по систематике рода Lagurus, Вестн. АН Каз.ССР, № 7—8, 1946.— 2. Жарков И. В. и Теплов В. П., Материалы по питанию хищных птиц Татарской республики, Работы Волжско-Камской зональной охотопромысловой биостанции, в. 2, 1932.— 3. Жуков М. М., Плиоценовая и четвертичная история севера Прикаспийской впадины, Проблемы Зап. Казахстана, т. II, 1945.— 4. Исаков Ю. А. и Воробьев К. А., Обзор зимовок и пролета птиц на Южном Каспии, Тр. Всес. орнитол. заповедника Гассан-Кули, вып. I, 1940.— 5. Кулаева Т. М., Материалы по экологии филина, Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол. и с.-х. наук, № 1, 1949.— 6. Лютый А. М., К вопросу о сельскохозяйственном значении филина, Тр. Ворошиловск. педагогич. ин-та, т. II, 1940.— 7. Миронов Н. П., К вопросу о питании филина в условиях полупустыни, Природа, № 9, 1949.— 8 Соснихина Т. М., Польза и вред филина в сельском хозяйстве Армянской ССР, Изв. АН Арм.ССР, т. I, № 3, 1948.— 9. Теплов В. П., Материалы по экологии филина в Печеро-Ылычском заповеднике, Тр. Печоро-Ылычск. гос. заповедника, вып. 4, ч. 2, 1948.— 10. Формозов А. Н., Осмоловская В. И. и Благосклонов К. Н., Птицы и вредители леса, изд. МОИП, 1950.— 11. Яцкевич З. В., Материалы по изучению карста Индерского поднятия, Изв. Гос. геогр. об-ва, № 6, 1937.— 12. Uttendörfer O., Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen, 1939.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

ВРЕДНЫЕ ВИДЫ БЛОШЕК В УСЛОВИЯХ ЛЕСНЫХ ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ПОЛОС

Д. С. ШАПИРО и А. Г. ТРЕМЛЬ

Харьковский государственный университет им. А. М. Горького
и Украинский институт агролесомелиорации и лесного хозяйства

Осуществление Сталинского плана преобразования природы коренным образом повлияет на фауну насекомых облесенных территорий в степных и лесостепных районах европейской части СССР. В новых условиях изменятся биоценозы, изменятся соотношения между многими видами, изменится значимость некоторых вредителей.

Многие виды блошек (отряд Coleoptera, сем. Chrysomelidae, подсем. Halticini) имеют существенное значение в качестве вредителей сельскохозяйственных культур, поэтому их необходимо изучить в условиях лесных полезащитных полос для правильного обоснования мероприятий по борьбе с ними.

В связи с изложенным кафедра энтомологии Харьковского государственного университета им. А. М. Горького и отдел защиты растений Украинского научно-исследовательского института агролесомелиорации и лесного хозяйства на протяжении ряда лет вели работу по изучению вредной фауны блошек и мер борьбы с ними. Местом работы были Мариупольские лесные полезащитные полосы (Сталинская область) и Владимировские лесополосы (Николаевская область).

Среди обнаруженных видов многие являются вредителями различных культурных растений. Из них широко распространены в лесостепи и степной полосе Украины дубовая блоха Haltica saliceti Ws., Chalcoides aurata Marsh. и Ch. fulvicornis F.— вредители ивы, Chalcoides lamina Bed.— вредитель осокоря Populus nigra; злаковые блохи Phyllotreta vittula Redt., Chaetocnema aridula Gyll. и Ch. hortensis Geoffr.; свекловичные блохи Chaetocnema breviuscula Fald., Ch. tibialis Ill., Ch. concinna Marsh.; вредители огородных крестоцветных Phyllotreta atra F., Ph. nigripes F., Ph. undulata Ktsch., Ph. schreineri Jacobs, Ph. nemorum L., Ph. vittata F.; из вредителей льна — Apthona euphorbiae Schrank., A. flaviceps All., Longitarsus parvulus Payk.; вредители лекарственных растений Podagrica malvae Ill. и Longitarsus lycopi Fourcr.; вредитель батата Longitarsus pellucidus Fourcr.

Для лесополос особое значение имели следующие виды: для насаждений дуба — Haltica saliceti; на межполосных пространствах вредили зерновым злакам Phyllotreta vittula, Chaetocnema aridula и Ch. hortensis; огородные крестоцветные повреждались преимущественно Phyllotreta atra; свеклу повреждала в основном Chaetocnema breviuscula.

Размещение блошек в условиях лесополос

За период работы были обследованы межполосные пространства, лесные полосы, участки целинной степи, многолетняя залежь и пойма. В результате выяснилось значительное разнообразие в видовом составе и

размещения блошек, что в основном зависело от наличия и состояния кормовых растений.

Межполосные посевы зерновых злаков. На посевах пшеницы и ячменя вредителями являются Ph. vittula, Ch. aridula и Ch. hortensis. Остальные виды блох были связаны с различными сорняками в посевах, в массе встречались Ch. breviuscula и L. pellucidus.

Люцерна. Ни одна из множества обнаруженных на люцерне блошек ею не питается. Лишь в отдельных случаях в июне были отмечены повреждения на листьях люцерны от L. pellucidus. Обычно такие повреждения не носили массового характера. Появились они в результате отсутствия основного кормового растения L. pellucidus — вьюнка, выгоревшего к этому времени.

На посевах свеклы из вредителей встречались Chaetocnema breviuscula, Ch. tibialis и Ch. concinna. Преобладала Ch. breviuscula, причинившая существенный вред свекле. При проведении количественных учетов кошением на свекле в июне 1947 г. (Владимировская станция) численность блошек этого вида составляла несколько тысяч экземпляров на 100 взмахов.

Огородные крестоцветные. Здесь были обнаружены Phyllotreta atra, Ph. nigripes, Ph. nemorum, Ph. vittata, Ph. undulata, Ph. schreineri. Главное значение в качестве вредителя имела Ph. atra, встречавшаяся здесь в массе. Ранние посевы редиса и других крестоцветных сильно страдали от этой блошки.

Древесные насаждения. В насаждениях, при наличии дуба, часто встречалась Haltica saliceti. Последняя в Мариупольских лесополосах в 1938—1940 гг. во множестве повреждала листья дуба в нижней половине кроны. В полосах с преобладанием дуба блошка эта нанесла существенный вред, скелетируя листья деревьев (преимущественно 30—40-летнего возраста). Аналогичные данные приводит Вайнштейн [1] для Владимировских лесополос. При этом им было выяснено преобладание блох в сомкнутых насаждениях. На узколистных ивах встречалась Chalcoides aurata, вредившая листьям. На Владимировской лесоопытной станции эта блошка была обнаружена в дендропарке на иве корзиночной (Salix viminalis) и на пойменных лугах — на Salix triandra и др. В районе Мариупольской лесоопытной станции вместе с Chalcoides aurata встречается на ивах Chalcoides fulvicornis и Ch. plutus Ltr. Там же на осокорях очень часто встречалась Chalcoides lamina. В указанных лесоопытных станциях виды рода Chalcoides заметных повреждений не наносили.

Chalcoides aurata причиняла значительные повреждения узколистным ивам в Стрелецкой степи Ворошиловградской области и в Хомуговской степи Сталинской области.

В травянистом ярусе в лесополосах были обнаружены Haltica saliceti, Ph. vittula, Ph. schreineri, Ph. atra, Ph. nigripes. Видовой состав и численность наиболее распространенных из них резко увеличивается в период осенней миграции. Обычно в насаждениях с сплошным мертвым покровом, без задернения, блошки почти не встречаются за исключением периода массовых миграций.

На травянистой кромке опушек лесополос видовой состав блошек наиболее разнообразен [4]. Из вредителей здесь представлены почти все виды блошек, встречающихся на территории лесоопытных станций. Характерной особенностью этой стации является наличие многих видов блошек с весны до поздней осени. Последнее обстоятельство объясняется наличием таких благоприятных условий, как отсутствие ветра и несколько бо̀льшая увлажненность сравнительно с межполосными пространствами. Вследствие этого многие виды растений продолжают вегетировать здесь до поздней осени.

Наиболее обычны были среди растений мятлик Poa pratensis, вьюнок

Convolvulus arvensis, многие виды полыни — Artemisia, гулявник Sisymbrium Sophiae, спорыш Polygonum aviculare и многие другие. Наличие свежих растений на кромке лесополос привлекает сюда в конце лета множество блошек, среди которых преобладают Chaetocnema breviuscula, Ph. vittula и Ph. atra.

С наступлением холодов блошки уходят на зимовку в подстилку лесополос. Перезимовавшие жуки, выходя из зимних убежищ весной, разлетаются в различные биотопы, нередко скопляясь перед этим на травяной кромке полос.

Многолетняя залежь. Из растений на залежи часто встречались курай Salsola kali, вьюнок, спорыш и др. Среди обнаруженных блошек преобладали Ch. breviuscula, Ph. vittula, Ph. atra. Кроме того, встречались Ch. tibialis, Ch. concinna, Ch. aridula, Ch. hortensis, Ph. schreineri, Ph. nemorum, Ph. nigripes, Ph. undulata, Aphthona flaviceps, Longitarsus pellucidus.

Целинная степь. Из характерных для целинной степи растений встречались: ковыль Stipa Lessingiana (редко), типчак Festuca sulcata, шалфей Salvia nutans и S. nemorosa. Кроме того, на отдельных участках были обычны чистец Stachys recta, Sisymbrium junceum, Filipendula hexapetala и др. Из вредных видов блошек были обнаружены: Ch. breviuscula, Ch. aridula, Ph. vittula, Ph. atra, Ph. nigripes.

Для данного биотопа характерной особенностью является незначительное количество встречавшихся блошек.

Пойма. На лугах различного уровня в пойме из вредных видов были обнаружены: Chalcoides aurata, Podagrica malvae, Haltica saliceti, Phyllotreta vittula, Ph. schreineri, Ph. atra, Ph. nigripes, Aphthona euphorbiae, Longitarsus lycopi, L. parvulus. В массе встречались H. saliceti (в связи с наличием дуба), Ph. vittula и Ph. atra. Chalcoides fulvicornis, Ch. plutus и Ch. lamina обнаружены были лишь на Мариупольской станции.

Из характера размещения блошек в естественных биотопах выяснилось, что основными местами их резервации являются травяная кромка лесополос и многолетняя залежь, где в массе бывают многие вредные виды, привлекаемые сорнополевой растительностью. Остальные естественные биотопы в той или иной степени также резервируют разные виды блох.

Сезонная динамика блошек и роль отдельных факторов среды

На протяжении сезона распределение блошек в условиях лесополос было неодинаковым. Наиболее распространенными на межполосных пространствах были Phyllotreta vittula, Ph. atra и Chaetocnema breviuscula. Значительно реже встречаются Chaetocnema tibialis, Ch. concinna, Ch. aridula и Ch. hortensis.

Вылетевшие из зимних укрытий жуки первых трех видов в теплые солнечные дни перелетают на поля. Массовый выход блох наблюдался в 1947—1948 гг. 26—27 марта. Сроки пробуждения блошек в лесополосах зависят также от конструкции полос, в каких они залегают на зимовку. В полосах продуваемой конструкции больших накоплений снега не происходит, поэтому таяние его и подсыхание подстилки протекают быстрее, чем в плотных, непродуваемых полосах, где таяние мощного слоя снега растягивается на более значительный период. Пример: в 1948 г. на участках продуваемых полос (Владимировская станция) в конце марта снега уже не было, в то время как в непродуваемых лесополосах таяние снега закончилось к 5 апреля.

В продуваемых лесополосах пробуждение блошек происходит несколько раньше, чем в непродуваемых, и довольно дружно. Первыми выходят из мест зимовки Phyllotreta vittula и Ph. atra. Chaetocnema

breviuscula покидает зимние убежища несколько позднее, примерно на 5—7 дней.

При ранневесенних вылетах блошек существенное влияние на снижение их численности на полях оказывают весенние заморозки. Наиболее эффективно это сказалось на Ph. vittula, в 1947—1948 гг. перелетевшей из полос на посевы зерновых злаков, в результате чего на них появились значительные повреждения. Наступившее вслед за этим похолодание с заморозками (—5—7°) оказалось гибельным для значительной части блошек, вследствие чего повреждения озимей прекратились, а яровые совсем не пострадали. Вместе с тем выяснилась некоторая зависимость заражения озимых злаков личинками Ch. aridula и Ch. hortensis от расположения поля (в открытой степи и у полос различной конструкции) (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость повреждения растений стеблевыми блохами от расположения полей

Расположение поля, засеянного ячменем	Время посева в 1948 г.	Урожайность в центнерах на 1 га	% повреждений стеблевыми блохами
Открытая степь	24—26.III	5,1	9,9
За продуваемой полосой № 8	28.III	21,3	6,8
За непродуваемой полосой	29.III	22,3	16,4

Массовые скопления блошек весной происходят обычно на питающих их растениях. Ph. vittula в основном держатся на зерновых злаках, причем наибольшая численность их отмечена с 20-х чисел апреля и до второй половины мая. В дальнейшем численность блошек резко снижается в связи с отмиранием перезимовавших жуков. Молодое поколение Ph. vittula появляется в массе к концу июня на посевах яровых хлебов.

Ph. atra после выхода из зимних укрытий весной разлетаются на крестоцветные растения. Значительное количество блох этого вида появляется на засоренных посевах зерновых, многолетних трав и других культур. С появлением всходов огородных крестоцветных основная масса крестоцветных блох перелетает на них и живет там обычно вплоть до уборки. Молодое поколение Chaetocnema breviuscula появляется в массе на свекле в июне; до этого она, как и Ph. atra, встречалась на посевах различных культур, среди которых произрастали ее кормовые растения.

В конце лета, после уборки урожая, когда значительная часть питающих растений из сорняков (на полях, межниках и др.) огрубевает или высыхает, происходят массовые перелеты блох в естественные биотопы и на неперепаханные поля, где в июле 1947 г., в связи с выпавшими дождями, хорошо развивались сорняки. На одном из таких участков из-под ячменя и многолетних трав, сильно засоренном осотом, лебедой, кураем, проведенные в середине сентября 1947 г. количественные учеты показали массовые скопления блох. Количество Ch. breviuscula на 50 взмахов сачком достигало около 6000 экз. Почти аналогичные результаты были получены кошением в это время на других подобных участках.

Наибольшая численность блох в этот период наблюдалась на трявяной кромке у опушек лесополос. В укосах, произведенных во второй декаде сентября, были обнаружены по нескольку десятков тысяч экземпляров Ch. breviuscula (табл. 2).

Таблица 2

Численность Ch. breviuscula на одно кошение
(100 взмахов)

Месяцы	Декады	Колич. Ch. breviuscula			
		Травяная кромка у опушек лесополос	Неперепаханные участки из-под зерновых и люцерны	Неперепаханное поле у полосы № 6	Перепаханные поля
Август	I	—	18	61	0
	II	—	14	148	0
	III	—	114	690	0
Сентябрь	I	—	3032	3002	0
	II	33 840	5904	—	0
	III	548	3280	—	0

При наличии благоприятных условий блошки продолжают питаться на растениях до наступления холодов. Массовые скопления обычны на трявяной кромке у полос и на неперепаханных участках, заросших сорняками.

При сравнении численности молодого поколения Ch. breviuscula, вышедшего летом 1947 и летом 1948 гг., отмечается значительная разница. В июле—августе 1947 г. происходило непрерывное нарастание численности блошек этого вида, достигшей к сентябрю на травяной кромке и на неперепаханных участках поля нескольких тысяч на одно кошение (на 100 взмахов).

В июле — сентябре 1948 г. численность свекловичной блохи была невелика. Объяснение различной численности молодого поколения свекловичной блохи находим в погодных условиях этих лет. В 1947 г. обильные дожди, проходившие в июле после уборки зерновых, вызвали усиленное развитие сорняков на неперепаханных участках, сплошь заросших кураем, на котором свекловичная блоха продолжала питаться до наступления холодов. В 1948 г. июль был засушливым, сорняки, естественно, развивались слабо, что и явилось основной причиной депрессии молодого поколения блошек.

Борьба с блошками при помощи ДДТ

Рядом исследователей установлена высокая токсичность препарата ДДТ для блошек. Нашей задачей было выяснить возможность уничтожения блошек с помощью ДДТ в полезащитных полосах, где они концентрируются на зимовку на сравнительно небольшой площади. С этой целью в 1947 г. были проведены опыты в лесной полосе 35—40-летнего возраста с редким порослевым подлеском. Делянки размером в 500 м² опыливались 5%-ным дустом «Гезароль» при помощи ручного опыливателя «Ниагара».

Для учета эффективности на опыленных делянках и на неопыленных контрольных площадках устанавливались плоские металлические жаровни — усыпители, наполняемые водой с отработанным машинным маслом.

Первый опыт был заложен 2. IV. 1947. Схема опыта: 1) опыливание из расчета 15 кг/га; 2) опыливание из расчета 30 кг/га; 3) контроль (не опылено). Подсчет количества блошек в усыпителях, проведенный на третьи сутки после опыливания, дал результаты, указанные в табл. 3.

Таблица 3

Количество блошек в усыпителях в опыте № 1

	Вариант		
	30 кг/га	15 кг/га	контроль
Количество блошек в среднем на одно корытце	2,0	5,7	65,0
В % к контролю . .	3,1	8,8	100

Повторный опыт был заложен 3. IV. 1947 с дозировками 20 кг/га и 40 кг/га. Учет на третий день, т. е. 6. VI, показал результаты, приведенные в табл. 4.

Таблица 4

Количество блошек в усыпителях в опыте № 2

	Вариант		
	40 кг/га	20 кг/га	контроль
Количество блошек в среднем на одно корытце	1,7	1,7	65,5
В % к контролю . .	2,6	2,6	100

Результаты проведенных опытов показывают, что опыливание подстилки в полезащитных полосах дает резкое снижение количества зимующих здесь блошек.

Опыты второй серии, проведенные в сентябре, показали, что в осенний период проведение опыливания менее рационально, так как период ухода блошек на зимовку крайне растянут, почему трудно установить сроки проведения опыливания. Серьезным дефектом является то обстоятельство, что обработка препаратом ДДТ, эффективно действуя на блошек, вызывает массовую гибель зимующих в лесополосах различных видов полезных насекомых (хищников и др.). Поэтому опыливание подстилки следует проводить лишь в местах наибольшей концентрации блошек.

Выводы

1. В итоге проведенной работы выявилось, что основными массовыми вредителями среди блошек на территории Мариупольских и Владимировских лесополос являются следующие виды: для насаждений дуба — дубовая блоха Haltica saliceti; для зерновых злаков — полосатая и стеб-

левые злаковые блохи Ph. vittula, Ch. aridula и Ch. hortensis; для огородных крестоцветных — Ph. atra; для свеклы — южная свекловичная блоха Chaetocnema breviuscula.

2. Указанные виды блох, за исключением H. saliceti, которая сосредоточена в основном в полосах при наличии дуба, широко распространены в естественных биотопах и на хозяйственных угодьях, среди которых основными местами резервации являются травяные кромки у опушек лесополос. После уборки урожая на перепаханных межполосных полях, при наличии сорняков, также происходят массовые скопления блох. Засоренные посевы многолетних трав также служат местом скопления вредных видов блошек. На чистых от сорняков посевах люцерны блошки почти не встречаются.

3. Основными мероприятиями по борьбе с блошками являются: систематическое и тщательное поддержание чистоты посевов, своевременное лущение стерни, ликвидация всякого рода участков, зарастающих сорняками.

4. Химическую борьбу с блошками при помощи ДДТ нужно проводить весной, в период выхода их из зимних укрытий, в местах их наибольшего скопления — в полосах. Проведение опыливания в сентябре менее рационально, так как ДДТ, эффективно действуя на блошек, в то же время вызывает массовую гибель зимующих в лесополосах различных полезных насекомых (хищников и др.).

Литература

1. Вайнштейн Б. А., Энтомофауна вредителей листьев дуба в полезащитных насаждениях юга УССР и ее зависимость от лесоэкологических факторов, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6, 1949.— 2. Медведев С. И., Материалы к экологическому анализу фауны насекомых искусственных насаждений Велико-Анадольского леса, Тр. н.-иссл. ин-та биологии ХГУ, т. 14—15, 1950.— 3. Тремль А. Г., Фауна блошек в условиях лесополосного хозяйства, Отчет за 1947 г., Укр. ин-т агролесомелиорации.— 4. Шапиро Д. С., Энтомофауна травяного покрова опушек в условиях лесных полезащитных полос, Тр. н.-иссл. ин-та зообиологии ХГУ, т. 9, 1940.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

ЖУКИ-КОЖЕЕДЫ КАК ИСТРЕБИТЕЛИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

А. И. ВОРОНЦОВ

Кафедра энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Введение

Жуки-кожееды (Dermestidae) широко распространены по всему Советскому Союзу и известны как вредители самых разнообразных продуктов и изделий. В народном хозяйстве они особенно большой вред приносят на кожевенных и текстильных предприятиях. Эта сторона их вредной деятельности подробно освещена в работах Брудной [3], Евреиновой [5]. и др. Имеются указания на повреждения кожеедами обработанной древесины, плодов какао, прессованного табака и даже водосточных труб и хлористого аммония (Штакельберг [18], Шапиро [16]). Кожееды также широко известны как вредители рыбных промыслов (Сахаров [13]) и шелководческих хозяйств (Гринберг [4], Каврайский [7]).

В природных условиях, обитая в полях и лесах, кожееды встречаются на трупах животных, в гнездах птиц и насекомых, где их личинки питаются высохшей кожей, сухожилиями, мертвыми насекомыми, их больными куколками и другими органическими остатками и даже эпидермисом живых птенцов. Жизнь кожеедов в природе изучена гораздо хуже и в литературе имеются лишь самые отрывочные сведения (Фабр [15], Якобсон [20], Лепезм, Lepesme [24], Плигинский [10]).

Полезная деятельность кожеедов в природе связывается с истреблением непарного шелкопряда (Белановский [1], Клаузен, Clausen [23]). На присутствие личинок кожеедов в яйцекладках непарного шелкопряда указывал ряд исследователей (Белановский [2], Жихарев [6], Модестов [8—9], Пятницкий [12], Померанцев [11], Шевырев [17], Шугуров [19]), однако наблюдениями за их хищной деятельностью никто не занимался. Только Лепине (Lepiney [25]), изучавший непарного шелкопряда в Марокко, кратко описал образ жизни нескольких мелких представителей семейства кожеедов (Anthrenus verbasci L., Trogoderma versicolor L.) в связи с их деятельностью в качестве истребителей непарного шелкопряда. Но и Лепине придает им очень небольшое значение в общем комплексе врагов непарного шелкопряда, считая, что личинки младших возрастов не в состоянии прогрызть толстую оболочку яиц непарного шелкопряда.

Наши наблюдения показали, что в основных районах размножения непарного шелкопряда на территории европейской части СССР во время последней вспышки его массового размножения (1939—1945 гг.) во многих местах деятельность кожеедов явилась одним из основных факторов затухания и гибели очагов непарного шелкопряда. Так, в Вольском и Балаковском лесхозах Саратовской области яйцекладки непарного шелкопряда в 1944—1945 гг. были уничтожены личинками кожеедов на 50—96%. Такая же картина наблюдалась в дубравах Воронежской

и Сталинградской областей, где кожеедами было повреждено от 70 до 100% яйцекладок. На массовое уничтожение яйцекладок непарного шелкопряда личинками кожеедов указывают энтомологи Чистовский (для Бузулукого бора) и Померанцев (для Ростовской области). В 1948 г. значительная зараженность яйцекладок личинками кожеедов наблюдалась в восточной части Крыма. В Винницкой области УССР, при наличии всего 0,1—0,3 яйцекладки на дерево, зараженность их кожеедами в 1947 г. достигала 25—40%. В результате этого в Брацлавском лесничестве новая вспышка массового размножения непарного шелкопряда, ожидавшаяся в 1948 г., так полностью и не произошла.

Изложенные факты заставили более подробно изучить видовой состав кожеедов и их деятельность как истребителей яиц и частично куколок непарного шелкопряда, в целях возможного использования их в общем комплексе биологических мер борьбы с непарным шелкопрядом.

Работа проводилась в 1944—1947 гг. в Саратовской области (Вольский лесхоз) и Тульчинском районе Винницкой области (Брацлавское лесничество). В работе, кроме автора, принимала участие студентка кафедры энтомологии МГУ И. С. Егорова.

Методика

В основу методики было положено изучение взаимосвязей жуков-кожеедов во всех стадиях их развития с непарным шелкопрядом и с условиями их существования. Наблюдения в природе сопровождались постановкой опытов в лаборатории, где были установлены специальные садки.

Лесохозяйственное значение кожеедов устанавливалось подсчетом съеденных и заселенных личинками кожеедов яйцекладок непарного шелкопряда в различных лесорастительных условиях. Степень поврежденности яйцекладки или процент уничтоженных яиц в ней не устанавливались. Все яйцекладки делились на здоровые и заселенные (зараженные). В каждой заселенной яйцекладке подсчитывалось количество личинок кожеедов. Последние подразделялись по видам и возрастам.

Для изучения расселения кожеедов по типам леса, отражающим весь комплекс природных условий того или другого участка насаждения, было заложено 326 пробных площадей и проанализировано 3390 яйцекладок непарного шелкопряда. Пробные площади, по десяти деревьев каждая, подбирались по состоянию насаждений, полноте и возрасту их, в зависимости от категории очагов. Последние подбирались по принципу их развития: очаги создающиеся, действующие и затухающие. Яйцекладки непарного шелкопряда подсчитывались на всех деревьях пробы, а также на пнях, подросте и подлеске в пределах пробной площади. Для изучения были выбраны только наиболее распространенные типы леса. При установлении последних мы придерживались работы Яковлева [21] и общих принципов известной классификации акад. Сукачева. Работа велась в пойменных и нагорных дубравах р. Волги. В Брацлавском лесничестве были выбраны дубравы на правом берегу р. Буга. Они значительно отличались от дубрав Поволжья своей растительностью и примесью граба.

Наблюдения за биологией и фенологией кожеедов происходили также в природной обстановке, где путем стационарных наблюдений устанавливались сроки развития, места откладки яиц, время окукливания, продолжительность отдельных стадий и взаимоотношения с другими видами, в особенности с непарным шелкопрядом, наблюдения за развитием которого велись одновременно.

Лабораторные исследования и опыты по изучению питания кожеедов излагаются отдельно. Настоящая статья является кратким итогом работ, проделанных в природе.

Основные черты биологии кожеедов

В яйцекладках непарного шелкопряда обнаружено четыре вида кожеедов. В юго-восточных районах европейской части СССР (Саратовская, Сталинградская, Чкаловская области) встречаются ветчинный кожеед (Dermestes lardarius L.), ковровый кожеед (Attagenus piceus Ol.) и волнистый кожеед (Dermestes undulatus Brahm). В юго-западных районах европейской части СССР преобладает ковровый кожеед и Anthrenus verbasci, а два других вида, наоборот, в яйцекладках почти отсутствуют. Жихарев [6] под Киевом находил в нескольких яйцекладках кожееда Эриксона (Dermestes Erichsoni). Других указаний на видовой состав в литературе не имеется. Широко распространенные в природе виды кожеедов Dermestes Frischi, Dermestes laniarius L. в яйцекладках непарного шелкопряда не обнаружены, хотя в массе встречались на трупах животных.

Численно во всех очагах непарного шелкопряда преобладали личинки коврового кожееда, составляя местами 90% всего запаса. Волнистый кожеед встречался исключительно в деградирующих очагах непарного шелкопряда, наоборот, ковровый кожеед — в только что зарождающихся очагах. По мере развития очага численность коврового кожееда возрастала значительно медленнее, чем Anthrenus verbasci L., который в 1947 г. доминировал в очагах непарного шелкопряда в Брацлавском лесничестве.

Жизнь взрослой формы у всех четырех видов кожеедов различна. Волнистый кожеед преобладает на трупах животных, ветчинный кожеед больше связан с мертвыми насекомыми, птичьими гнездами и куколками бабочек, а ковровый кожеед и Anthrenus verbasci L. добывают дополнительное питание на цветах.

Лёт у всех видов начинается весной, причем у коврового кожееда и Anthrenus verbasci L. он приурочен к массовому цветению весенней флоры, а у ветчинного и волнистого кожеедов начинается несколько раньше. Так, в 1945 г. массовый лёт волнистого кожееда в Вольском лесхозе начался 30 мая, в 1946 г.— 16 мая, а в 1947 г.— 11 мая. Первые экземпляры отмечены были во все годы на 5—6 дней раньше массового лёта.

Откладка яиц начинается сразу же после оплодотворения. Яички откладываются по одному или небольшими кучками. Плодовитость довольно резко колеблется в зависимости от условий питания. Ее характеризуют данные, помещенные в табл. 1.

Таблица 1

Плодовитость жуков-кожеедов, воспитанных на яйцах непарного шелкопряда

Название вида	Отложено яиц		Среднее количество яиц по данным других авторов
	в среднем	максимум	
Ветчинный кожеед	150	174	174; 134
Волнистый кожеед	210	248	Данных нет
Ковровый кожеед	60	102	50

Яички откладываются в защищенные места, чаще всего в трещины коры, лесную подстилку, иногда в места дополнительного питания и непосредственно в яйцекладки непарного шелкопряда.

Развитие яиц в зависимости от температуры продолжается у волнистого и ветчинного кожеедов 2—4 дня, а у коврового и Anthrenus verbasci L.— 8—13 дней. При откладке яиц в конце июня — июле сроки развития последних у волнистого кожееда сокращались до 1—2 дней.

Рис. 1. Вбуравливание личинок кожеедов в яйцекладку непарного шелкопряда

В большинстве случаев вылупление личинок происходит намного раньше появления в природе яйцекладок непарного шелкопряда. Однако личинки не всегда находят для себя подходящий корм, задерживаются в развитии и часто к моменту появления яйцекладок непарника бывают еще очень маленькие. Заселение яйцекладок непарника в основном происходит после окончания лёта бабочек.

В одной яйцекладке непарного шелкопряда встречается разное число личинок кожеедов — от одной до десяти, обычно разновозрастных, а часто и разных видов. Вбуравливание личинок в яйцекладки непарного шелкопряда происходит снизу вверх, чаще всего в местах соприкосновения с шероховатой корой (рис. 1). Процесс вбуравливания идет очень быстро, почти на глазах наблюдателя. Полностью уйдя в яйцекладку, личинки продолжают интенсивно питаться и линяют через правильные промежутки времени в 4—8 дней. Линька происходит в яйцекладке, изредка вне ее, в трещинах коры или под опавшей листвой. При отсутствии корма личинки проявляют признаки беспокойства и начинают активно передвигаться с места на место. Передвижение происходит чрезвычайно быстро, причем личинки свободно ползают по деревьям и поднимаются вверх по стволам, где находят себе прекрасный корм в виде куколок бабочек, окукливающихся в кронах. Особенно интенсивно поедаются куколки непарного шелкопряда ветчинным кожеедом и куколки златогузки волнистым кожеедом. Наоборот, мелкие личинки коврового кожееда и Anthrenus verbasci L. предпочитают, при отсутствии яйцекладок непарного шелкопряда, трупы насекомых на земле и остатки их в трещинах коры и дуплах.

По мере разрушения одной яйцекладки непарного шелкопряда личинки кожеедов уходят на другие. В местах их вбуравливания на яйцекладках остаются характерные дырочки и часто выступают «опилки». Максимальное количество поврежденных яйцекладок бывает через 25—30 дней после окончания лёта непарного шелкопряда. Деятельность кожеедов в них зависит от погодных условий. В районах наших наблюдений она продолжалась до середины сентября. К этому времени имеется уже большое количество полностью уничтоженных яйцекладок, которые производят впечатление как бы разорванных в клочья. Остатки слежавшегося пушка развеваются во все стороны и держатся на стволах деревьев приставшими краями, а середина яйцекладки слегка блестит остатками выведенных яиц, приклеенных к коре дерева. Видимо, такие поврежденные кожеедами яйцекладки непарного шелкопряда Сиверцев

[14] наблюдал еще в конце прошлого столетия в лесах Саратовской области и описал как поврежденные птицами.

В очагах непарного шелкопряда встречаются личинки кожеедов всех возрастов. Разновозрастность личинок указывает на растянутые сроки откладки яиц и возможную ее повторность после возобновительного питания жуков, что имело место в лабораторных условиях. Явление разновозрастности также показывает, что, попадая на разный корм или в условия необеспеченного питания, личинки кожеедов начинают усиленно линять и задерживаются в развитии. Количество линек у личинок кожеедов не постоянное. По этому вопросу в литературе имеются весьма противоречивые указания. Так, у ветчинного кожееда Сахаров [13] наблюдал 10 линек, Брудная [3] — 6 линек. Гринберг [4] указывает, что при воспитании кожееда Фриша на куколках тутового шелкопряда при температуре 26—30° количество линек колебалось от пяти до девяти. Для коврового кожееда Бакк (Back [22]) считает обычным 11—20 линек. Для волнистого кожееда указаний нет.

По нашим наблюдениям, общая продолжительность развития личинки в природных условиях длится: у ветчинного кожееда 50—55 дней, у волнистого кожееда 35—40 дней и у коврового кожееда 4—5 месяцев (без зимней диапаузы). Развитие личинки до ее предкуколочной стадии идет более или менее равномерно. По мере роста личинок промежутки между линьками увеличиваются на 2—4 дня. С наступлением предкуколочной стадии развитие резко замедляется. Сроки этой последней стадии сильно варьируют и крайне неопределенны. Данный период в жизни личинки характеризуется перестройкой организма, замедлением обмена веществ, сокращением расхода кислорода, почти полным отказом от пищи и усиленным передвижением в поисках места для своего окукливания. При благоприятных условиях жизни у волнистого и ветчинного кожеедов предкуколочная стадия длится 11—20 дней, а у коврового кожееда и Anthrenus verbasci L.— 40—45 дней. При неблагоприятных условиях, особенно при недостатке корма в период роста, предкуколочная стадия может длиться несколько месяцев. Автор наблюдал личинок коврового кожееда, которые «бродяжничали» целый год, а затем, перезимовав в старой, хорошо укрытой яйцекладке непарного шелкопряда, просидели в ней до августа и только тогда окуклились. В лаборатории личинки коврового кожееда жили без пищи около двух лет.

Быстрота развития личинок кожеедов зависит от гигротермических условий. Наблюдения за развитием в природе при разных погодных условиях и опыты с личинками в термостатах показали, что промежутки между линьками могут удлиняться или сокращаться в зависимости от температуры. Так, например, при температуре 18° развитие у волнистого кожееда затягивается почти вдвое по сравнению с развитием при температуре 27°. На количество линек гигротермические условия влияния не оказывают. Число последних определяется питанием личинок. Питаясь яйцами и куколками непарного шелкопряда, ветчинный кожеед линяет шесть-семь раз, волнистый кожеед линяет пять-шесть раз, а ковровый — 11 раз. При голодании и смене корма личинки начинают усиленно линять, а предкуколочная стадия удлиняется.

Интересен также факт, что летнее поколение личинок волнистого кожееда быстро проходит развитие, промежутки между линьками сокращаются на 1—2 дня. Если личинки первых возрастов помещаются в условия ниже оптимальных температур и замедляют развитие, то эти же личинки в последних стадиях, будучи перенесенными в условия, приближающиеся к оптимальным, как бы «нагоняют» потерянное время и проходят последние возрасты быстрее обычного. Так, у волнистого кожееда часть личинок летнего поколения в природных условиях развивалась при температуре 16—17° и отстала в развитии от

личинок, воспитывавшихся при температуре 25—27°, на 3—4 дня. После трех линек они были перемещены в условия с температурой 25—27° и прошли три последних возраста на 4 дня быстрее обычного, догнав личинок, воспитывавшихся при этих условиях на протяжении всей жизни.

Развитие личинок, дающих самок, проходит медленнее; они имеют по сравнению с самцами одну лишнюю линьку.

На протяжении всей жизни у личинок наблюдается отрицательная реакция на свет, которого они тщательно избегают.

В поисках мест для окукливания личинка проделывает многочисленные путешествия. Во время этих странствий личинка делает ходы в самых разнообразных субстратах, разметая их щеточкой волос, помещенной на последнем сегменте тела. Перед окукливанием личинка теряет почти весь волосяной покров, а перед тем как она превращается в куколку, кожа у нее трескается по шву будущих надкрылий. Куколка продолжает оставаться в шкурке личинки или выпадает из нее.

Окукливание происходит в яйцекладках непарного шелкопряда, в трещинах коры или в лесной подстилке под кронами деревьев. Личинки слегка вгрызаются в кору, устраивая небольшие камеры, и там окукливаются. При окукливании в почве и лесной подстилке личинки делают небольшие пещерки с хорошо выглаженными стенками.

Длительность куколочной стадии зависит от погодных условий года. При нормальных условиях она длится 6—10 дней, при пониженных температурах сильно задерживается. У коврового кожееда стадия куколки продолжается 12 дней.

При нормальных условиях в природе генерация у волнистого и ветчинного кожеедов одногодовая, а у коврового кожееда и Anthrenus verbasci L.— двухгодовая. Первый год зимуют личинки, второй — взрослые насекомые.

Взрослые жуки всех трех видов живут около 2—2,5 месяцев, активно питаются, а в июле в массе умирают. На смену им появляется новое поколение, приступающее к спариванию и откладке яиц уже после зимовки.

Расселение кожеедов в различных лесорастительных условиях

Анализ расселения кожеедов в пределах очагов непарного шелкопряда производился ежегодно в период развития личинок кожеедов в яйцекладках непарного шелкопряда. Очаги были выбраны в трех наиболее характерных типах леса нагорных дубрав правобережья р. Волги и в трех типах леса левобережья р. Волги.

В результате обработки полученных цифровых данных по дубравам Поволжья выяснилось, что размещение кожеедов в очагах непарного шелкопряда зависит от лесорастительных условий и характера самих очагов, что иллюстрирует диаграмма (рис. 2). Из диаграммы следует, что в типах леса нагорных дубрав правобережья зараженность яйцекладок непарного шелкопряда кожеедами значительно выше, чем в пойменных дубравах левобережья. Поражение яйцекладок непарного шелкопряда кожеедами в нагорных дубравах достигает максимума в пристепном дубняке, характеризующемся крайней сухостью почвы, слабо развитым травяным покровом и возвышенным, расчлененным рельефом. Минимум поражения наблюдается в кленово-злаковом дубняке, характеризующемся пышным развитием подлеска, травянистой растительности и ровным рельефом. В пойменных дубравах сильнее всего яйцекладки непарного шелкопряда заражены кожеедами в дубняке перловниковом и меньше всего в ветлянниках, где при слабой абсолютной заселенности насаждений непарником зараженность его яйцекладок кожеедами достигает всего 4%.

Таким образом, степень заселения яйцекладок непарного шелкопряда кожеедами возрастает по мере изменения условий местообитания от более влажных к более сухим, достигая максимума в сухой байрачной дубраве (пристепной дубняк).

Из диаграммы также следует, что нарастание процента уничтоженных кожеедами яйцекладок непарного шелкопряда идет по мере увеличения числа их на пробах, т. е. по мере роста абсолютной заселенности насаждения непарным шелкопрядом.

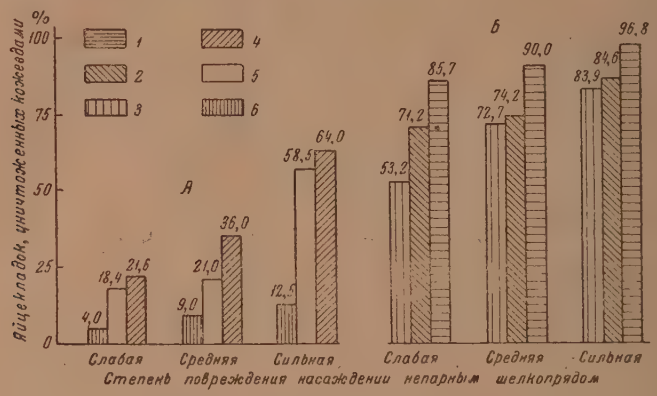

Рис. 2. Зараженность кожеедами яйцекладок непарного шелкопряда в различных типах леса

А — пойменные дубравы левого берега Волги, *Б* — нагорные дубравы правого берега Волги, *1* — дубняк пристепной, *2* — кустарниковый, *3* — кленово-злаковый, *4* — перловниковый, *5* — ежевиковый, *6* — ветлянник

Анализ заселенности кожеедами яйцекладок непарного шелкопряда, произведенный в Брацлавском лесничестве Винницкой области в 1946—1947 гг., полностью подтвердил сделанные выше выводы. При общей значительно меньшей заселенности личинками кожеедов только что воз-

Таблица 2

Заселенность яйцекладок непарного шелкопряда личинками кожеедов в различных лесорастительных условиях

Экологические условия	Колич. взятых пробных площадей	Средн. колич. яйцекладок на одно дерево	% яйцекладок, заселенных кожеедами
Чистые дубовые культуры 25-летнего возраста, типа пристепной дубравы	30	0,22	41
Пристепная дубрава 45—50-летнего возраста. Подлесок отсутствует	28	0,14	40
Переход к звездчатково-злаковой свежей дубраве. В примеси граб, в подлеске бересклет. Возраст около 40 лет	20	0,07	12
Дубрава свежая, звездчатково-злаковая 45—50 лет Единично груша, береза липа, „в окнах" густое возобновление граба, подлесок редкий	30	0,13	8

никшего очага непарного шелкопряда максимум поврежденных яйцекладок наблюдался в наиболее типичных участках пристепной дубравы и заметно падал по мере изменения лесорастительных условий от пристепной дубравы к звездчатково-злаковой (табл. 2).

Отмеченные особенности расселения личинок кожеедов в различных типах леса при различной абсолютной заселенности последних непарным шелкопрядом аналогичны для всех трех видов кожеедов.

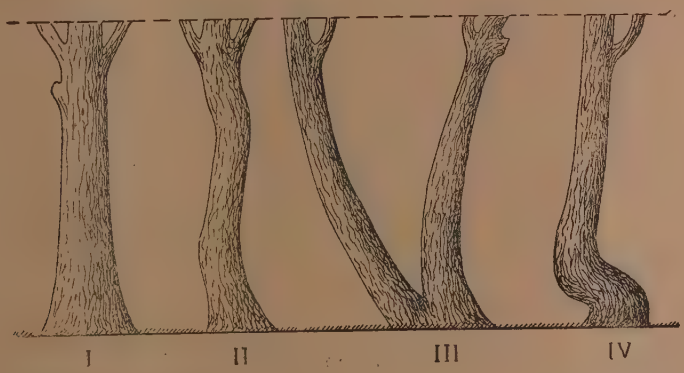

Рис. 3. Схема основных типов стволов дуба в нижнем Поволжье (объяснения в тексте)

Личинки кожеедов заселяют преимущественно яйцекладки непарного шелкопряда в защищенных местах, в укрытых и сомкнутых участках древостоев. Размещение яйцекладок непарного шелкопряда в свою очередь оказалось тесно связанным с формой стволов основной древесной породы — дуба.

Все многообразие встречающихся габитусов стволов дуба сведено к четырем основным типам, изображенным на схеме (рис. 3): первый тип — стволы прямые, хорошо развитые, без заметных искривлений и пороков; второй тип — стволы сбежистые, обычно сильно искривленные в средней части; третий тип — стволы с сильным наклоном к земле, часто растущие группами от одного материнского пня; четвертый тип — стволы, образующие у основания изгиб в форме колена, обращенного нижней частью к земле.

К последним двум типам стволов приурочивается основная масса яйцекладок непарного шелкопряда, которые в этих условиях в то же

Таблица 3

Заселенность яйцекладок непарного шелкопряда личинками кожеедов в зависимости от формы стволов дуба в Поволжье

Типы деревьев	Количество деревьев		Количество яйцекладок			% яйцекладок, зараженных кожеедами
	абс.	%	абс.	%	средняя заселенность на 1 дерево	
Первый	480	41,4	50	4,9	0,1	56,0
Второй	290	25,0	120	11,7	0,4	58,3
Третий	310	26,8	540	50,0	1,8	91,1
Четвертый	80	6,8	310	30,4	3,9	96,1

время максимально заселяются кожеедами, находящими здесь излюбленные условия обитания и наличие большого запаса пищи, сосредоточенного в одном месте. Сказанное иллюстрируется табл. 3.

В Поволжье все яйцекладки непарного шелкопряда концентрируются на высоте до 0,5 м от основания стволов деревьев. В Винницкой области картина меняется. Там яйцекладки располагаются на высоте до 2—3 м и степень заселенности их кожеедами зависит главным образом от характера коры деревьев. Максимальное заселение яйцекладок личинками кожеедов приурочивается к деревьям, имеющим шероховатую кору, с глубокими хорошо очерченными структурными пластинками и трещинами. Здесь встречаются личинки всех возрастов, от только что вылупившихся из яиц до взрослых. Здесь же концентрируется и окукливание личинок кожеедов.

Интересно также отметить связь между величиной яйцекладок непарного шелкопряда и заселенностью их кожеедами. Наиболее сильно оказались заселенными самые крупные яйцекладки, с совершенно жизнеспособными, хорошо развитыми крупными яйцами. Произведенные в Брацлавском лесничестве Винницкой области подсчеты показали результаты, приведенные в табл. 4.

Таблица 4

Степень заселенности разных по величине яйцекладок непарного шелкопряда личинками кожеедов *

Размер яйцекладок непарного шелкопряда	Диаметр яйцекладок в см	Количество яиц в одной яйцекладке	Заселенность яйцекладок личинками кожеедов в %
Яйцекладки мелкие	2,0×2,5	410—520	8
„ средние	2,2×3,6	520—760	18
„ крупные	2,9×4,9	760—960	31

* Приведенные цифры являются средними из 100 яйцекладок каждого размера.

Данные табл. 4 позволяют утверждать, что личинки кожеедов не выбирают для своего питания только мертвые или сильно ослабленные, больные яички, как полагал ряд авторов, а наоборот, уничтожают самые крупные и жизнеспособные яйцекладки в самом начале вспышки массового размножения непарного шелкопряда.

Численность кожеедов в очагах непарного шелкопряда одного и того же возраста, возникших в одинаковых лесорастительных условиях, в известной степени зависит от состояния насаждения. Яйцекладки оказываются сильнее зараженными в местах частого прогона и пастьбы скота, по опушкам насаждений, прилегающих к жилым постройкам, по дорогам и просекам, в районах сосредоточения птичьих гнезд (колоний), в местах, лишенных подлеска, на крутосклонах (табл. 5).

Резкие колебания заселенности яйцекладок, а значит, и общей численности кожеедов, объясняются тем, что во всех случаях, приведенных в табл. 5, условия местообитания наиболее близко приближаются к излюбленным кожеедами условиям пристепной дубравы. В этих местах почти уничтожен подлесок и вытоптан травяной покров, что привело к изменению микроклимата и улучшило условия передвижения и пере-

Таблица 5

Влияние состояний насаждений на численность кожеедов в очагах непарного шелкопряда одинакового возраста

Типы леса	% яйцекладок, уничтоженных кожеедами			
	Участок, лишенный подлеска	Места постоянного прогона скота	Участок леса вблизи построек лесничества	Контрольные участки типичных насаждений с полнотой 0,7
Пристепной дубняк	—	98,0	97,6	90,0
Кустарниковый дубняк	93,8	90,5	—	74,2
Ежевиковый дубняк	91,2	91,2	—	21,0

носа ветром личинок кожеедов. Кроме того, здесь личинки при недостатке пищи легко могут ее найти в виде рогов, копыт, кусков шерсти и других органических остатков. В гнездах птиц, особенно крупных, в массе обитают личинки волнистого и ветчинного кожеедов, где они питаются перьями, мертвыми птенцами и т. д. В период депрессии непарного шелкопряда кожееды здесь проходят весь цикл своего развития. Органические остатки, служащие в период депрессии непарного шелкопряда пищей личинкам кожеедов, кроме того, привлекают своим зловонием взрослых жуков, находящих здесь дополнительное питание. Наконец, взрослая форма Anthrenus verbasci L. находит дополнительное питание на лесных опушках, используя ряд цветущих растений.

Заключение

Хищные жуки-кожееды оказали большое влияние на последнюю вспышку массового размножения непарного шелкопряда в дубравах нижнего Поволжья и Винницкой обл. УССР. Появившись в массе, они сыграли большую роль в уничтожении вредителя, активно истребляя яйца и куколки непарного шелкопряда. В годы депрессии непарного шелкопряда кожееды живут главным образом за счет трупов животных, на различных органических остатках, в птичьих гнездах и гнездах насекомых. Приуроченность их развития и питания к яйцекладкам непарного шелкопряда в годы массового размножения последнего и быстрая перестройка на другой вид пищи в годы депрессии непарного шелкопряда делают кожеедов весьма перспективными хищниками. Высокая экологическая пластичность и подвижность, которая дает им возможность поражать жертву во всех стациях обитания ее, а также активность в отыскании жертвы и малая поражаемость врагами также говорят о большой роли кожеедов в борьбе с непарным шелкопрядом.

Наладить разведение кожеедов в лабораторных условиях легко, так как они имеют небольшие размеры, сравнительно большую плодовитость, а у личинок отсутствует каннибализм. Кожееды очень нетребовательны к условиям жизни и легко воспитываются на сухом корме животного происхождения (опыты по лабораторному разведению кожеедов описываются автором в другой статье).

Опасения, что кожееды могут перейти в дома и на предприятия, прилегающие к району массового размножения непарного шелкопряда, мало основательны, так как наши наблюдения и исследования над кожеедами, взятыми из популяций, живших в домах, и популяций, развивавшихся за счет непарного шелкопряда, показали, что их можно рассматривать как различные экологические расы. Переход из природ-

ной обстановки в жилища человека происходит в течение ряда поколений. Волнистый же кожеед вообще обитает только в природе.

Исключение составляют шелководческие хозяйства, вблизи которых разведение кожеедов и их использование для борьбы с непарным шелкопрядом недопустимо.

Наконец, следует отметить, что кожееды охотно идут на приманки (тушки животных, остатки насекомых, птиц и т. д.), с помощью которых можно увеличить численность кожеедов в очагах и тем самым ускорить затухание и гибель этих очагов непарного шелкопряда и златогузки. При помощи приманок можно сохранить сравнительно высокую численность кожеедов во время депрессии непарника. Такой опыт был проделан автором в небольшом участке пристепной дубравы Вольского лесхоза (кварталы 44, 45). Приманки выкладывались в период депрессии непарного шелкопряда (1945—1947 гг.). В самом же начале новой вспышки непарника (1948—1949 гг.) появившиеся яйцекладки были уничтожены кожеедами и вспышка не реализовалась. Этот факт зафиксирован в делах Вольского лесхоза и сообщен Министерству лесного хозяйства СССР лесопатологом В. А. Никитиной.

Литература

1. Белановский И. Д., Биологический метод борьбы с лесными вредителями, в кн. «Методы и техника борьбы с вредными лесными насекомыми», Сельхозгиз, 1932.— 2. Белановский И. Д., Вредные насекомые Боярского опытного лесничества летом 1927 г., Записки Киевск. с.-х. ин-та, 1929.— 3. Брудная Х. Ю., Кожееды и борьба с ними, Гизлегпром, 1948.— Гринберг Б. М., Кожееды (Dermestidae) как вредители шелководства, За реконструкцию шелководства, № 3-4, 1931.— 5. Евреинова Л. И., Изучение кожеедов и меры борьбы с ними, Животное сырье, 12, 1931.— 6. Жихарев И., Вредные и другие чешуекрылые (Lepidoptera) Дарницкой лесной опытной станции, Труды по лесному опытному делу Украины, IX, 1926.— 7. Каврайский Ф. Ф., Кожееды (Dermestidae), вредящие шелководству на Кавказе, Труды Кавказской шелководческой станции, X, 1, 1901.— 8. Модестов В В., Био-экология непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.) и вопросы лесохозяйственной борьбы с ним в лесах Крыма, Научно-метод. записки по заповедникам, VIII, 1941.— 9. Модестов В. В., Пономарева Е. Н., Санитарно-патологическое состояние лесов поймы реки Медведицы, Труды ВНИИЛХ, XXI, 1, 1941.— 10. Плигинский Б., Определитель русских кожеедов (сем. Dermestidae), Любитель природы, XI, 1916.— 11. Померанцев Д. В., Вредные насекомые и меры борьбы с ними в лесах и лесных полосах юго-востока Европейской части СССР, Ростов н/Д., 1939.— 12. Пятницкий Г. К., Факторы, способствующие и ограничивающие массовые вспышки непарного шелкопряда в Крыму, Вопросы экологии и биоценологии, 3, 1935.— 13. Сахаров Н. Л., Вредители рыбных продуктов Астраханского рыбного промысла, Работы Волжской биологической станции, VI, 1, 1922.— 14. Сиверцев П., Непарный шелкопряд в лесах Хвалынского уезда, Лесной журнал, вып. 6, 1892.— 15. Фабр, Инстинкты и нравы насекомых, изд. Девриена, т. II, 19.— 16. Шапиро Л. Д., Притворяшки (Ptiliidae) и кожееды (Dermestidae) как разрушители древесины, Энтомол. обозрение, XXX, 1-2, 1948.— 17. Шевырев И. Я., Из наблюдений минувшего лета, Сообщение в засед. Русск. энтомол. об-ва, Русск. энтомол. обозрение, № 6, 1904.— 18. Штакельберг (ред.), Список вредных насекомых СССР и сопредельных стран, ч. 1, Труды по защ. раст., серия I, вып. 5, 1932.— 19. Шугуров А. М., Этюды по экологии непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.) в русских лесах, Лесной журнал, № 8, 1907.— 20. Якобсон Г. Г., Определитель жуков, изд. 2-е, Сельхозгиз, 1931.— 21. Яковлев, Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Н. Волги, Научные записки Воронежск лесохоз. ин-та, IX, 1946.— 22. Back E. A. a. Cotton R. T., The black carpet beetle Attagenus piceus Oliv., Journ. of Econom. Entomology, 1938.— 23. Clausen, Curtis P., Entomophagous insects, New York, 1940.— 24. Lepesme, Contribution à l'étude systématique et biologique des Dermestes nuisibles (Coleoptera Dermestidae), VII. Intern. Kongress für Entomologie, Verhandlungen, Bd. IV, 1939.— 25. Lepiney, Contribution à l'étude du complex biologique de Lymantria dispar, Mémoires de la Société des sciences naturelles du Maroc, XXIII, 1930.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА LIGULA

М. Н. ДУБИНИНА

Отдел паразитологии Зоологического института Академии Наук СССР
(директор — акад. Е. Н. Павловский)

Введение

Лигулез, вызываемый личиночной формой ленточного червя — ремнеца, является довольно частым и важным в хозяйственном отношении заболеванием, распространенным среди многих карповых рыб.

Географическое расселение его связано с распространением карповых рыб, независимо от климатических поясов. В Европе этот паразит распространен повсеместно; особенно часто он встречается у рыб тех водоемов, где обитают и кормятся болотные и водоплавающие птицы — окончательные хозяева этого паразита.

Нередко ремнецы вызывают массовую гибель рыб, носящую характер эпизоотии. Так, массовую гибель рыб, в количестве тысяч и сотен тысяч, отмечают: Дюшан (Duchamp [7]) для карпов и линей в озере Бресс, Тихенько (1904) для уклеи бассейна реки Дона, Шипачев (1911) для некоторых рыб водоемов Томской области, Оводов (1925) для леща и густеры нижнего течения Днепра и Днестра и т. д. (цит. по Догелю [2] и Ляйману [5]). Кроме того, нам известны еще неопубликованные случаи эпизоотий лигулеза рыб различных водоемов.

Эти периодические эпизоотии, хотя и носят местный характер, чрезвычайно затрудняют плановое ведение рыбного хозяйства и искусственное разведение и выращивание рыб в прудах и водохранилищах. Кроме непосредственной гибели рыб в периоды эпизоотий, паразиты в некоторых случаях, как это отмечает ряд исследователей (Плен, 1924, Ляйман [5], Вооре [1]), могут вызывать замедление в темпах роста рыбы и задержку в созревании их половых желез.

Несмотря на хозяйственно важное значение ремнецов, до сих пор еще нет единого мнения об их видовом составе, о биологии и сроках развития разных видов.

Все вышесказанное побудило меня заняться более детально проблемой лигулеза, с проведением ряда экспериментов по заражению различных хозяев ремнецами из различных рыб и выяснению их циклов развития. В данной статье я излагаю некоторые материалы, полученные в результате работ в 1949 и 1950 гг. в приморской части дельты Волги на территории Астраханского государственного заповедника.

Литературные данные

Ligula intestinalis описана Линнеем (Linné, 1758) под названием Fasciola intestinalis.

Первоначально ремнецов из кишечника птиц и полости тела рыб описывали как самостоятельные формы, в результате чего их оказалось

более 20 видов. Однако внешнее сходство червей из птиц и рыб навело некоторых исследователей на мысль об их родственной связи. Рудольфи (Rudolphi [12, 13]) пришел к выводу, что черви из полости тела рыб являются личинками взрослых червей из кишечника птиц. Установив большое морфологическое сходство многих ранее описанных ремнецов между собой, Рудольфи частью объединил их, выделив только 7 видов.

В 1876 г. Дюшан подтвердил правильность вывода Рудольфи о том, что ремнецы из полости тела рыб являются личинками, которые развиваются в половозрелую форму в кишечнике птиц. Исключительно быстрое развитие (4 дня) червей в окончательном хозяине — утке навело Дюшана на мысль, что последним может быть любое теплокровное животное. Ему удалось получить заражение и развитие червей в кишечнике голубей [8] и полости тела собаки [9]. Это дало ему возможность считать Ligula неспецифичным паразитом и всех ранее описанных червей из различных хозяев свести в синоним к L. monogramma, а за личинкой ее из рыб сохранить название L. simplicissima.

Это мнение Дюшана широко распространилось среди паразитологов, и в настоящее время обычно признается существование рода Ligula Bloch, с единственным видом L. intestinalis (L., 1758), и близких ему родов Digramma Cholodkowsky, с единственным видом D. interrupta (Rud., 1810), и Schistocephalus Creplin, с единственным видом S. solidus (Müll., 1776). Перечисленные роды составляют подсемейство Ligulinae Lühe, 1899, семейства Diphyllobothriidae Lühe, 1910.

Последние работы Жуайе и Бэра (Joyeux et Baer [10]) и Смита (Smith [14]) еще более утвердили мнение иностранных паразитологов, что L. intestinalis является единственным видом, который к тому же может развиваться не только в птицах и млекопитающих, но при соответствующей температуре и в искусственных средах.

Большинство авторов считает, что L. intestinalis является единственным видом ремнеца, весьма неразборчивым в выборе хозяев, как промежуточных (рыб), так и окончательных (птиц).

Промежуточными хозяевами для L. intestinalis указываются главным образом карповые рыбы (плотва, вобла, лещ, густера, уклея, красноперка, линь, пескарь, голавль, елец, жерех, верховка, подуст, сырть, карась, сазан), а также щиповка, некоторые пресноводные бычки, лососевые (сиг, палия, голец и под сомнением корюшка) и ряд хищных рыб (щука, окунь, судак, сом, которые, как хозяева ремнеца, требуют подтверждения).

Окончательными хозяевами ремнеца, по литературным данным, числятся 37 видов птиц, из которых 6 видов гагаровых (чернозобая и краснозобая гагары, большая, серощекая, красношейная и черношейная поганки), 9 видов чайковых (обыкновенная, серебристая, сизая, черноголовая и малая чайки, моевка, речная и черная болотная крачки, долгохвостый поморник), 5 видов утиных (большой и длинноносый крохаль, луток, гоголь, серая утка), 7 видов аистообразных (большая белая, малая белая и серая цапли, кваква, каравайка, белый и черный аисты) и 5 видов веслоногих (розовый и кудрявый пеликаны, длинноносый, большой и малый бакланы); кроме того L. intestinalis найдена у трех видов хищных птиц (орлан-белохвост, беркут, белоголовый сип), у одного кулика (улит) и у серой вороны.

В противоположность этому мнению о существовании единственного вида L. intestinalis, среди русских паразитологов все чаще и чаще высказываются сомнения в этой точке зрения. Так, Ляйман на основании ряда опытов считает, что у разных видов рыб обитают различные виды ремнецов. На основании изучения некоторых морфологических и биологических особенностей ремнецов мы пришли к выводу, что и в разных птицах паразитируют разные виды взрослых червей.

При одновременной обработке большого материала из разных птиц

и рыб наблюдаются большие морфологические отличия как у плероцеркоидов, так и у взрослых червей.

В дельте Волги представители рода Ligula чаще встречаются в чайках, пеликанах и поганках, реже в утиных (крохаль, луток), цаплях и бакланах. В чайках и пеликанах, как правило, встречаются крупные половозрелые черви, достигающие 40—100 см длины и более 1 см ширины, тогда как в поганках половозрелые черви никогда не превышают 10—12 см длины и 5 мм максимальной ширины и даже чаще бывают несколько меньше.

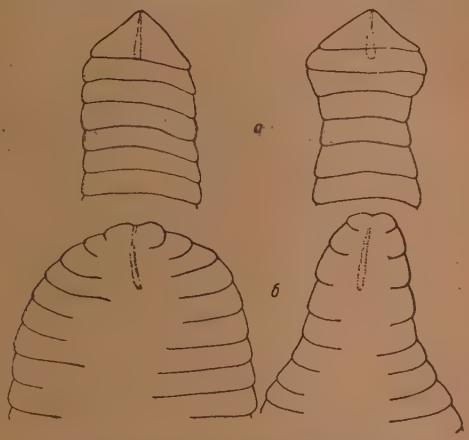

Рис. 1. Строение передних концов тела и изменение их формы при сокращении у двух видов ремнецов

а — Ligula colymbi Zeder, 1803 из поганки; *б* — Ligula sp. из чайки

Одновременно с этим в полости тела лещей, вобл, линей и других сравнительно крупных карповых рыб зрелые плероцеркоиды, с хорошо развитыми половыми железами, достигают 50—156 см длины, превышая таким образом длину половозрелых червей из кишечника птиц. В мелких рыбах (щиповка, пескарь и некоторые бычки) паразитируют зрелые плероцеркоиды с хорошо развитыми половыми железами (как и у червей из крупных рыб), размеры которых не превышают 9—10 см. Эти черви хорошо различимы также по строению головного конца и по характеру его сокращения. Головка у крупных червей из чаек и пеликанов всегда круглая и при сокращении почти не меняет формы, тогда как у червей из поганки она заострена на конце в виде треугольной шапочки и напоминает головку Schistocephalus; при сокращении она принимает различные формы, оставаясь всегда заостренной на вершине (рис. 1).

Сегментация переднего конца тела у ремнецов из поганки выражена более четко, чем у крупных червей из чаек, где она почти незаметна. У червей из поганки каждому наружному членику соответствуют два внутренних друг за другом лежащих половых комплекса, у крупных же ремнецов из чаек такой закономерности не наблюдается.

Все эти морфологические особенности и ряд биологических отличий (см. ниже) дают нам право ремнецов из поганки выделить из сборного вида L. intestinalis в самостоятельный вид, сохранив за ним старое название L. colymbi Zeder, 1803.

Для того чтобы разделить несомненно сборный вид L. intestinalis на ряд видов, необходимо детально переисследовать морфологические и биологические особенности каждого предполагаемого вида из различных промежуточных и окончательных хозяев. С этой целью летом 1949 и 1950 гг. в дельте Волги мной было предпринято исследование L. colymbi.

Распространение и цикл развития L. colymbi Zeder, 1803 в дельте Волги

Достаточно подробное морфологическое описание этого вида под общим названием L. intestinalis дает в своей работе Линтон (Linton [111]). Поэтому в настоящей статье я останавливаюсь на биологических особенностях этого вида и его цикле развития.

При исследовании поганок в дельте Волги выяснилось, что они очень

сильно заражены L. colymbi. За все время работ было исследовано 167 больших поганок [Podiceps cristatus (L.)] и 8 серощеких поганок [P. griseigena (Bodd.)]. Эти птицы имеют очень узкий клюв и довольно узкую глотку, которые позволяют им питаться лишь сравнительно небольшими животными — беспозвоночными и мелкими рыбами. Такие рыбы, как лещ и вобла (исключая их мальков) не могут быть ими проглочены. В питании их наблюдаются определенные сезонные различия. По прилете в дельту Волги (конец марта — начало апреля) поганки питаются преимущественно различными беспозвоночными и реже рыбой. В мае и в первой половине июня, со скоплением рыбы на нерестилищах в авандельте, поганки переключаются на питание исключительно рыбой, такой, как щиповка, колюшка, мелкие бычки и пескари. Этот период совпадает с поголовным и очень сильным заражением поганок L. colymbi. Интенсивность заражения в это время достигает 16—144 червей в одной птице. В конце июня и в начале июля количество потребляемой поганками рыбы заметно сокращается; в их желудках чаще встречаются водные насекомые и их личинки. В это время, хотя поганки, находящиеся в авандельте, и заражены на 100%, интенсивность заражения их снижается до 1—32 червей в одной птице. Появившиеся в конце июня птенцы поганки уже на 3—5-й день своей жизни могут заразиться L. colymbi. Так, из 16 вскрытых в это время птенцов 5 (из трех различных выводков) в возрасте 5, 7 и 9 дней оказались зараженными 1, 3, 4, 6 и 14 червями. Часть этих ремнецов была уже половозрелой, с матками, наполненными зрелыми яйцами, из чего следует, что заражение птенцов должно было произойти не менее чем за 2—3 дня до их вскрытия, т. е. в возрасте 3—6 дней.

В августе основной пищей поганкам служат различные беспозвоночные, а рыба в их желудках встречается очень редко. Соответственно этому заражение L. colymbi сильно сокращается. Из вскрытых в это время 4 поганок зараженными оказались лишь 2, из которых одна имела 1, а вторая 2 ремнецов; птенцы же, вскрытые в количестве 5 экз., не были заражены.

В верхних ильменях, расположенных на расстоянии 25 км от авандельты, при исследовании в течение июля и августа 27 поганок (19 больших и 8 серощеких) был найден только один ремнец. Это, видимо, связано с тем, что основная масса рыб, промежуточных хозяев L. colymbi, заражается ремнецами на нерестилищах в авандельте и оттуда уже в реки не поднимается. То же наблюдалось и в отношении крупных ремнецов. Зараженные ими лещи и воблы находились только в море, в то время как при тщательном исследовании более 5000 лещей, вобл, густер и красноперок из рек мной не было найдено ни одного ремнеца. В море заражение лещей и воблы обнаруживается постоянно; заражение в 1949 г. достигало 2—4%.

По циклу развития L. colymbi из поганки мной было проделано 35 повторных опытов, из них 17 полных (от яйца до заражения рыбы) и 18 частичных (от яйца до развития процеркоида).

От половозрелых червей, извлеченных из кишечника поганок, получались яйца (они либо откладывались червями в физиологическом растворе, либо добывались при вскрытии члеников паразитов), которые помещались в маленькие кристаллизаторы с ежедневно сменяемой водой. Развитие яйца протекало при комнатной температуре 24—30° в течение 5—6 дней, по истечении которых начиналось вылупление корацидиев. С понижением температуры срок вылупления корацидиев несколько затягивался. Корацидии свободно плавают в воде не более 35—40 часов, после чего они оседают на дно, наружная сфера их вакуолизируется, разбухает и они погибают. Следовательно, заражение циклопов может произойти не позже 35—40 часов после вылупления корацидиев.

Экспериментально заражались 9 видов циклопов: Cyclops bicuspidatus Claus, C. gracilis Lill., C. oithonoides Sars., C. serrulatus Fisch., C. strenuus Fis., C. viridis Jur., C. dybowskii Lande, C. leuckarti Claus, C. varicans Sars. В кристаллизаторы с корацидиями при проведении опыта подсаживалось не менее 30—50 стерильных циклопов. Циклопы брались из небольшого водоема (полоя), расположенного около лаборатории. Предварительно из этого полоя было обследовано 400 экз. различных видов циклопов, которые все оказались незараженными.

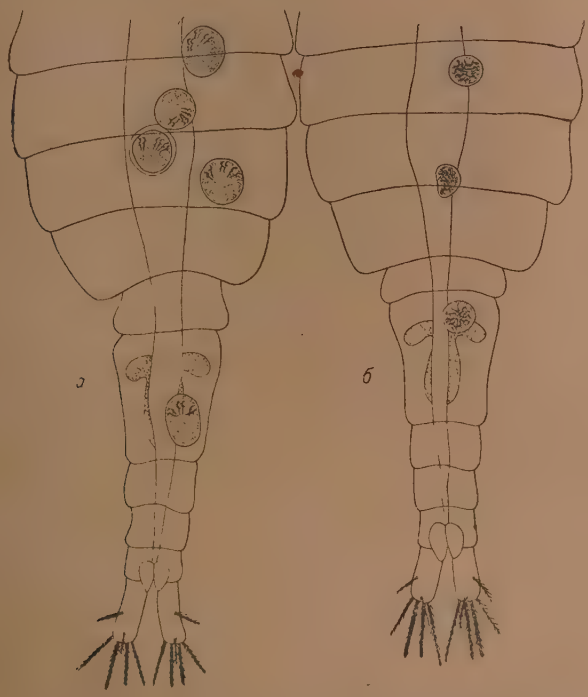

Рис. 2. Онкосферы в полости тела неспецифичного хозяина — Cyclops dybowskii

а — через 12 часов после заглатывания корацидия; *б* — они же через 36 часов (начало дегенерации)

Циклопы из полоя были помещены в аквариум, где они в течение всего лета размножались, давая стерильное поколение, которое и использовалось при проведении опытов.

Наиболее типичными первыми промежуточными хозяевами L. colymbi в условиях эксперимента оказались широко распространенные в дельте Волги Cyclops gracilis и C. oithonoides. Произошло также заражение C. bicuspidatus, C. viridis, C. strenuus и C. serrulatus. Невосприимчивыми к заражению промежуточными хозяевами оказались широко распространенные в дельте C. dybowskii и C. leuckarti и менее многочисленный C. varicans. Эти виды, как и предыдущие, заглатывают корацидиев, которые проходят в их полость тела, но там не развиваются, а дегенерируют (рис. 2, *а*, *б*).

В C. gracilis процеркоид достигает полного развития через 10 суток после заглатывания корацидия (рис. 3, *а*, *б*, *в*). При этом интенсивность заражения бывает очень сильная, до 32 процеркоидов в одном циклопе. Несмотря на это, последние в опытах гибнут очень редко. На 13-й день после заражения циклопа процеркоид начинает уже дегенерировать.

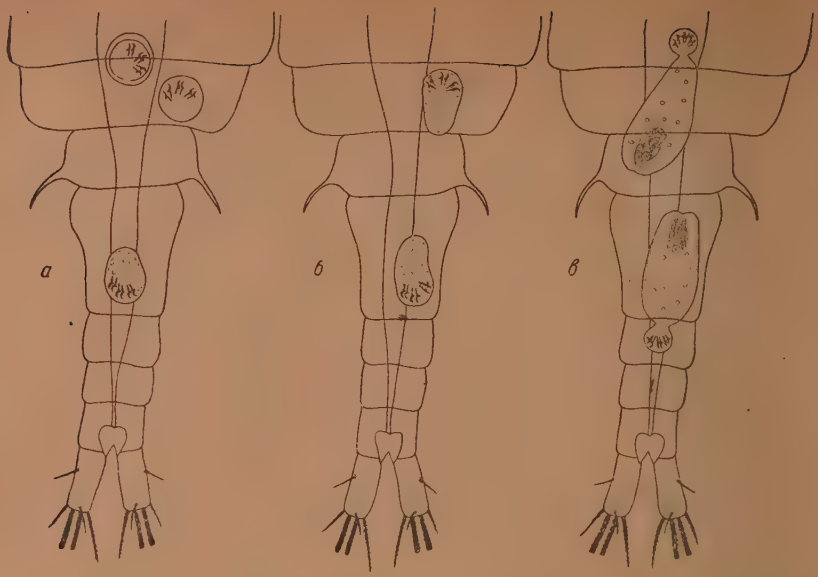

Рис. 3. Стадии развития личинок в полости тела специфичного хозяина — Cyclops gracilis

а — через 12 часов после заглатывания корацидия; *б* — через 2 суток; *в* — зрелые процеркоиды на 10-й день заражения

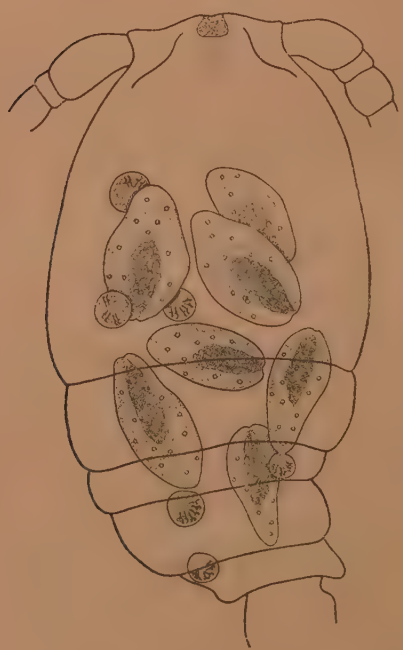

Рис. 4. Процеркоиды в полости тела Cyclops gracilis на 13-й день заражения (начало дегенерации)

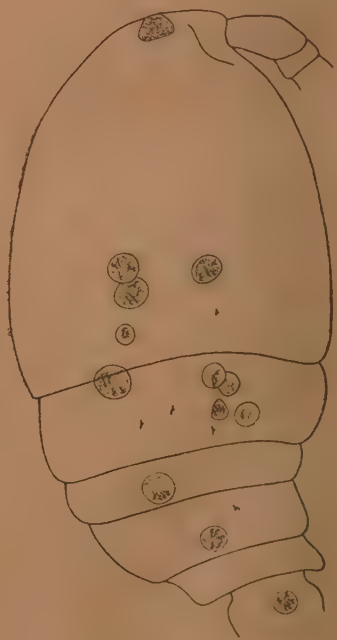

Рис. 5. Дегенерирующие церкомеры в полости тела Cyclops g acilis на 22-й день заражения

Сперва нарушается связь тела процеркоида с церкомером (рис. 4), а на 16—17-е сутки тело его рассасывается и остаются только церкомеры (рис. 5), которые со временем, на 25—28-е сутки, дегенерируют.

Таким образом, первый промежуточный хозяин — циклоп оказывается зараженным инвазионной стадией процеркоида только 3—4 дня (т. е. на 10—13-е сутки после заглатывания им корацидиев), в течение которых для обеспечения дальнейшего развития паразита он должен быть заглочен вторым промежуточным хозяином — рыбой. Этот момент является чрезвычайно важным в жизненном цикле червя и его распространении в природе.

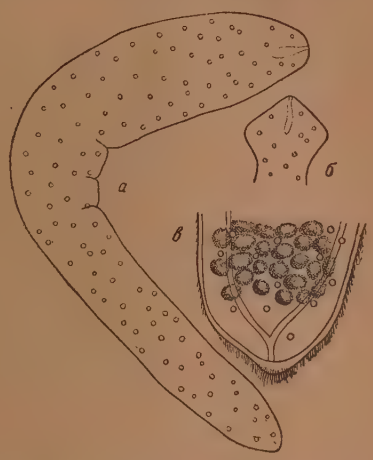

Рис. 6. *а* — молодой плероцеркоид из полости тела щиповки на 17-й день заражения; *б* — головной конец при сокращении червя; *в* — задний конец тела при большом увеличении.

В поисках второго промежуточного хозяина L. colymbi мной было проведено 17 опытов по экспериментальному заражению различных видов рыб.

Исходя из биологических и морфологических особенностей хозяина, я предполагала, что вторым промежуточным хозяином могут быть только мелкие рыбы. При анализе желудков сильно зараженных поганок было зарегистрировано, что пищей им служат щиповки, колюшки, мелкие бычки, пескари и молодь красноперки и уклеи. В своих опытах я зараженных циклопов (C. gracilis и C. oithonoides) скармливала стерильным сеголеткам колюшек (15 экз.), сазанов (10 экз.), густеры (1 экз.), красноперки (2 экз.) и щиповок (10 экз.).

Колюшки, сазаны, красноперка и густера, вскрытые на 10—20-е сутки после скармливания им зараженных циклопов, оказались не зараженными. Опыты же с щиповками, хотя и протекали в очень неблагоприятных условиях, дали положительные результаты. В первом опыте к 7 молодым щиповкам, находившимся в небольшом аквариуме, 10. VIII были подсажены 15 штук зараженных C. gracilis. На 5-й день опыта (15. VIII) 2 щиповки погибли; при вскрытии их в полости тела червей не оказалось. Через несколько дней погибли еще 4 щиповки, вскрыть которых не удалось. Последняя оставшаяся щиповка была вскрыта на 17-й день опыта (27. VIII) и в полости тела ее были найдены 4 молодых плероцеркоида, достигающие всего лишь 1,5 мм длины. Во втором опыте все три щиповки, вскрытые на 35-й день после скармливания им зараженных циклопов, оказались зараженными плероцеркоидами, достигающими 1,5—3 см длины.

Червей, найденных в первом опыте, правильнее называть процеркоидами, а не плероцеркоидами, так как хотя они и теряют церкомер и имеют более развитое терминальное углубление, большее количество известковых телец, сильно развитую выделительную систему и прочие признаки плероцеркоида, но у них сохраняется еще ресничный покров процеркоида, который особенно заметен на заднем конце тела червя (рис. 6). Интересно отметить, что головной конец у этих молодых плероцеркоидов при сокращении принимает вид заостренной головки половозрелых червей (рис. 6, *в*).

К сожалению, из-за недостатка материала мне не удалось провести опыты по экспериментальному заражению поганок плероцеркоидами из щиповки, однако я располагаю косвенными доказательствами, что в дельте Волги поганки заражаются L. colymbi от щиповки. Как уже

говорилось, щиповка, наряду с колюшкой, является наиболее частым объектом питания поганки в период ее поголовного заражения L. colymbi. Кроме того, при вскрытии больших поганок в желудках у пяти птиц были найдены еще совсем непереваренные щиповки, в полости тела которых находилось по одному плероцеркоиду ремнецов, достигавших 6 — 9 см длины. Эти черви морфологически ничем не отличались от неполовозрелых форм L. colymbi, находившихся в большом количестве в кишечнике тех же особей птиц. Такие же неполовозрелые ремнецы в количестве 15 экз., наряду с полупереваренными щиповками, были най-

Рис. 7. Жизненный цикл и сроки развития Ligula colymbi Zeder, 1803

дены однажды в желудке баклана, хотя в природе заражение бакланов половозрелыми L. colymbi я не наблюдала (вскрыто 117 птиц). Таким образом, результаты проведенных опытов и неоднократное нахождение плероцеркоидов вместе с щиповками в желудках птиц дают право утверждать, что вторым обычным хозяином L. colymbi в дельте Волги является щиповка. Не исключена возможность, что вторым промежуточным хозяином для этого вида могут быть и другие мелкие рыбы, что необходимо проверить экспериментально.

Таким образом, цикл развития L. colymbi представляется следующим образом (рис. 7): половозрелая форма ремнеца в окончательном хозяине — птице — сохраняется не более 4—7 дней, вышедший из яйца свободноплавающий корацидий может существовать в воде не более 1—1,5 дня, а инвазионная стадия процеркоида сохраняется в первом промежуточном хозяине — циклопе — не более 4 дней. Остается второй промежуточный хозяин — рыба, в котором паразит и существует длительное время, обеспечивая тем самым сохранение вида. По мнению большинства авторов (Ляйман [5, 6], Догель [3], Жуайе и Бэр [10]), плероцеркоид ремнецов может сохраняться в рыбе в течение нескольких лет. В пользу этого говорит его очень медленное развитие — превращение из процеркоида в плероцеркоид, которое происходит уже в полости тела рыбы, и созревание его до инвазионной стадии.

Окончательными хозяевами L. colymbi могут быть и другие рыбоядные птицы (цапли и бакланы), однако в пределах дельты Волги, где гнездятся эти птицы и обычно кормятся в одних и тех же местах с сильно зараженными поганками, заражение у них обнаруживается очень редко и только неполовозрелыми ремнецами.

Многочисленные указания различных авторов на нахождение ремнецов в цаплях требуют пересмотра этого материала и уточнения видового состава и половой зрелости этих червей.

Из проведенных опытов по циклу развития L. colymbi и распространению ее в пределах дельты Волги ясно вытекает (в противоположность мнению иностранных паразитологов), что вид этот относится далеко не безразлично к выбору своих промежуточных и окончательных хозяев и является относительно специфичным паразитом.

Несомненно, что представители рода Ligula, вследствие своего сильного развития в стадии плероцеркоида и кратковременного развития в кишечнике окончательного хозяина, не могут быть строго специфичными к последним, и в условиях эксперимента развиваются не только во многих теплокровных животных, но при определенной температуре и в искусственных средах. Однако в природе такого широкого распространения паразита не наблюдается. Ограничивающими факторами в распространении представителей рода Ligula являются биологические и физиологические особенности различных рыбоядных животных. Так, в условиях эксперимента крупными ремнецами из рыб легко заражаются кошки и собаки, в природе же заражение кошек и собак, а также таких рыбоядных млекопитающих, как выдра, не происходит. Совершенно ясно, что здесь прежде всего дело сводится к способу восприятия пищи. В то время как в опыте животное заставляют проглотить червя или зараженную им рыбу целиком, в природе все эти хищники размельчают пищу и заглатывают ее кусками, повреждая при этом паразита. Это может относиться также и к некоторым птицам, например к речным и нырковым уткам, которые при употреблении пищи перетирают ее. Однако приведенные выше данные по отсутствию половозрелых ремнецов в цаплях и бакланах, заглатывающих рыб целиком, этим объяснить нельзя. Здесь мы, видимо, имеем дело с физиологическими особенностями кишечника хозяина, которые неблагоприятны для развития в нем L. colymbi. Это, надо думать, относится и к другим видам ремнеца. Экспериментально я заражала крупными ремнецами из лещей двух серых цапель, одного баклана, двух розовых пеликанов и двух серебристых чаек; заражение произошло только у последних. Остальные птицы, вскрытые после скармливания им червей, оказались незараженными.

Каждой чайке было скормлено по одному большому ремнецу длиной 70 и 74 см. При вскрытии птиц на 4-й день после их заражения в кишечнике обоих оказались половозрелые черви с матками черного цвета, набитыми яйцами. Черви значительно уменьшились в длину и достигали всего лишь около 50 см. Это уменьшение стробилы в окончательном хозяине у крупных видов ремнецов, видимо, является нормальным. Только этим и можно объяснить то обстоятельство, что в рыбах зрелые плероцеркоиды бывают всегда крупнее, чем половозрелые черви в кишечнике окончательных хозяев.

Суммируя все сказанное, я полагаю, что представители рода Ligula, вследствие своего сильного развития в стадии плероцеркоида, не являются узко специфичными паразитами и при известных условиях могут развиваться во многих видах птиц. Однако каждому виду этого паразита свойственен определенный основной хозяин, в котором он и развивается в больших количествах, встречаясь единицами в других хозяевах.

Совершенно ясно, что существующее представление об единственном виде L. intestinalis неправильно. Отсюда вытекает наша задача — разобраться в видовом составе ремнецов рыб и птиц. Подобный подход к

этой группе паразитов необходим вследствие большого народнохозяйственного значения, которое имеют некоторые виды ремнецов.

Выводы

На основании изучения морфологических и биологических особенностей плероцеркоидов ремнецов из полости тела различных рыб и взрослых червей из кишечника птиц выяснено, что принимаемая за один вид Ligula intestinalis (Linné, 1758) является сборным видом.

Ремнецы, паразитирующие в кишечнике поганок, являются самостоятельным видом, за которым должно быть сохранено старое название L. colymbi Zeder, 1803.

В дельте Волги при исследовании 167 больших и 8 серощеких поганок выяснилось, что массовое заражение поганок L. colymbi совпадает с периодом питания птиц мелкими рыбами (щиповками, колюшками, пескарями и мелкими бычками), которые скопляются на нерестилищах в авандельте. Зараженная ремнецами рыба не поднимается в реки, чем и объясняется отсутствие ремнецов в рыбах и птицах, живущих в верхних ильменях и реках.

Выяснен цикл развития L. colymbi. Из яиц половозрелых червей в воде на 5—6-й день выходят корацидии, которые свободно плавают в воде в течение 35—40 часов, после чего погибают. Корацидии, будучи заглоченными циклопами (Cyclops bicuspidatus, C. gracilis, C. oithonoides, C. serrulatus, C. viridis и C. strenuus), проникают в полость тела и через 10 дней развиваются в процеркоидов. В последующие 3—4 дня они сохраняют инвазионность, после чего погибают и начинают дегенерировать. В других видах циклопов (C. dybowskii, C. leuckarti и C. varicans развития процеркоидов не происходит.

Вторым промежуточным хозяином L. colymbi в условиях Волги является щиповка. На 17-е сутки после скармливания ей зараженных процеркоидами циклопов, в полости тела щиповки развиваются молодые плероцеркоиды, достигающие 1,5 мм длины.

Развитие процеркоида в рыбе происходит очень медленно, вследствие чего плероцеркоид длительное время (несколько месяцев) сохраняется в рыбе, чем и обеспечивается сохранение вида в природе.

Кроме поганок, L. colymbi в неполовозрелом состоянии иногда встречается в бакланах и цаплях, которые, однако, не являются ее типичными хозяевами.

Литература

1. Воорс В. Н., О распространении ремнеца (Ligula) в водах Эстонской ССР, Зоологический журнал, № 4, 1950.— 2. Догель В. А., Паразитарные заболевания рыб, Сельхозгиз, 1932.— 3. Догель В. А., Курс общей паразитологии, Учпедгиз, 1947.— 4. Дубинины В. Б. и М. Н., Паразитофауна колониальных птиц Астраханского заповедника, Тр. Астрах. гос. зап., вып. 3, 1940.— 5. Ляйман Э. М., Болезни рыб, Пищепромиздат, 1939.— 6. Ляйман Э. М., Курс болезней рыб, Пищепромиздат, 1949.— 7. Duchamp G., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Ligules, Paris, 1876.— 8. Duchamp G., Sur les conditions de développement des Ligula, I. Comptes rendus d. séances de l'Acad. d. Sciences, vol. 85, 1877.— 9. Duchamp G., Sur les conditions de développement des Ligules, II. Comptes rendus d. séances d. l'Acad. d. Sciences, vol. 86, 1878.— 10. Joyeux Ch. et Baer J. G., Recherches sur l'évolution de la Ligule intestinale, Bull. Mus. d'Hist. Nat. de Marseille, t. II (I), 1942.— 11. Linton E., Notes on Cestode parasites of birds, Proc. Unit. Stat. Nation. Mus., vol. 70, Art. 7, 1927.— 12. Rudolphi A., Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, Amstelaedami, 1808.— 13. Rudolphi A., Entozoorum synopsis, Berolini, 1819.— 14. Smyth J., Studies on tapeworm physiology, II. Cultivation and development of Ligula intestinalis in vitro, Parasitology, vol. 38 (3), 1947.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СУТОЧНОГО РИТМА ДЫХАНИЯ НАСЕКОМЫХ

Н. М. ЭДЕЛЬМАН

Всесоюзный институт защиты растений

Поведение насекомых обусловлено физиологическими процессами, происходящими в их организме. Изменение физиологического состояния влечет за собой изменение реакции насекомого на одни и те же внешние раздражения. Поэтому для понимания закономерностей поведения насекомых, наряду с изучением экологических условий, необходимы также физиологические исследования.

Лучшим показателем физиологического состояния является обмен веществ, в частности газообмен. Работами, проведенными в 1946—1947 гг. лабораторией приманочных методов Всесоюзного института защиты растений (руководитель проф. В. Н. Старк), было установлено, что интенсивность дыхания у пяти исследованных видов в течение суток сильно колеблется, причем колебания эти носят характер ритма (Эдельман [24]). Повышение и понижение интенсивности дыхания даже у насекомых, находящихся в течение нескольких дней в константных условиях, приурочены к определенным часам суток. Установлено также, что суточный ритм дыхания отражает характер суточной активности насекомых и те изменения, которые происходят в поведении насекомых под влиянием внешней среды. Это послужило причиной для продления исследований в 1948 г. Задачей исследования было выяснение степени распространенности у насекомых суточного ритма дыхания, а также установление причин, его вызывающих. Испытанию подверглись четыре вида насекомых: ольховый листоед Agelastica alni L., блестящий щелкун Selatosomus aeneus L., мертвоед Aclypea opaca L. и бабануха Phaedon cochlearia S. Кроме того, серия опытов проведена с зерновой жужелицей Pseudophonus pubescens Mül. Определение интенсивности дыхания производилось в аппарате Крога, по методике, описанной ранее (Эдельман [24]).

Результаты работ

Полученные материалы показывают, что у ольхового листоеда и блестящего щелкуна, так же как и у ранее исследованных видов, суточные колебания энергии дыхания ритмичны (рис. 1 и 2). У ольхового листоеда при графическом изображении они имеют вид одновершинной кривой с максимумом между 10 и 13 часами и минимумом в ночные часы. У блестящего щелкуна суточная кривая интенсивности дыхания имеет две вершины — в 19 часов и в 1 час.

В противоположность этим видам, у бабанухи и мертвоеда суточные колебания интенсивности дыхания не подчинены какой-либо закономерности. Так, у бабанухи в опыте, проведенном 17.V, максимальное поглощение кислорода в первой повторности наблюдалось в 1—4 часа, во второй — в 10 часов, в третьей и четвертой — интенсивность дыхания была более или менее постоянной (рис. 3).

Такие же колебания в интенсивности дыхания в отдельных повторностях наблюдались и при других учетах. Аналогичная картина отмечена и у мертвоеда (табл. 1).

Таблица 1

Суточные колебания интенсивности дыхания у мертвоеда (Количество O_2 на 1 г живого веса в 1 час)

Часы учета	1-я повторность	2-я повторность	3-я повторность
13 час.	481,8	912,0	538,0
16 „	993,0	808,0	538,0
19 „	553,0	931,0	538,0
22 „	622,0	732,0	538,0
1 „	622,0	775,0	538,0
4 „	622,0	775,0	718,2
7 „	622,0	775,0	718,2
10 „	622,0	775,0	538,0
13 „	622,0	775,0	718,2

Таким образом, на основании материалов, полученных в 1947—1948 гг., можно сделать заключение, что насекомых, в связи с суточными изменениями энергии дыхания имаго, можно разделить на ритмичных

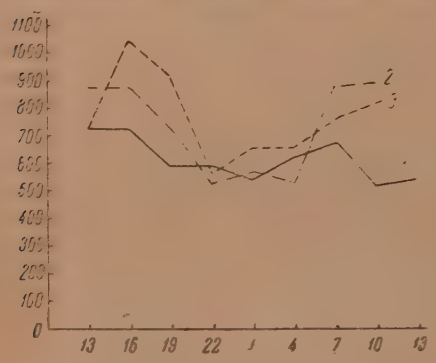

Рис. 1. Суточный ритм дыхания у жуков ольхового листоеда

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса. *1* — зимующие жуки, *2* — начало питания, *3* — период яйцекладки

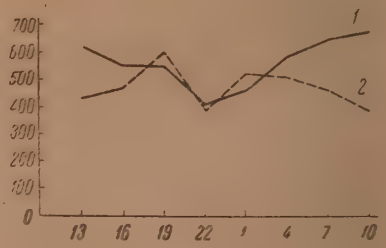

Рис. 2. Суточные изменения интенсивности дыхания у жуков блестящего щелкуна

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса. *1* — период яйцекладки, *2* — период дополнительного питания

и аритмичных. Нужно, однако, отметить, что такую классификацию можно проводить лишь по отдельным фазам развития. Виды с резко выраженным суточным ритмом дыхания у имаго в личиночной фазе могут быть аритмичны. В качестве примера можно привести ольхового листоеда и совку-гамму, у личинок которых суточные изменения интенсивности дыхания не подчинены какой-либо закономерности, несмотря на то, что они находятся в таких же экологических условиях, как и имагинальная фаза (рис. 4 и табл. 2).

Однако нет основания считать, что отсутствие суточного ритма дыхания свойственно всем личинкам, тем более, что, по данным Олифан [15], личинки двух видов комаров — Anopheles maculipennis и A. bifurcatus — имеют суточный ритм поглощения кислорода.

У ритмичных видов характер суточных колебаний интенсивности дыхания не остается постоянным в течение жизни особи. Сдвиги происходят под влиянием внутренних и внешних причин. К первым относятся изменения физиологического состояния насекомых, ко вторым — сезонные изменения среды их обитания. Для выяснения роли физиологического состояния использовались три показателя: возраст жуков, степень их активности и степень созревания яиц у самок. Как показали наши наблюдения, возраст жуков оказывает влияние на характер суточных колебаний интенсивности дыхания (рис. 5). Молодые жуки зерновой жужелицы в первые дни после отрождения аритмичны. Четко выраженный ритм у этого вида появляется лишь через 10 дней. У ольхового листоеда суточный ритм интенсивности дыхания проявляется уже у жуков с мягкими, еще не пигментированными элетрами. Однако, амплитуда суточных колебаний интенсивности дыхания у них несколько ниже, чем у старых жуков. На четкость суточной ритмики оказывает влияние также степень активности жуков. У зерновой жужелицы, ольхового листоеда и песчаного медляка кривая выражена наиболее четко летом в активный период. Весной, у жуков, находящихся еще в состоянии зимней спячки, конфигурация кривой сохраняется, однако имеет более пологий вид (рис. 6). У самок четкость суточной ритмики дыхания в значительной степени зависит от степени созревания яиц. Так, у зерновой жужелицы и блестящего щелкуна в период яйцекладки суточные изменения энергии дыхания становятся аритмичными. Однако у ольхового листоеда это явление не имеет места. И в период яйцекладки у этого вида сохраняется нормальный суточный ритм.

Таблица 2

Суточные колебания интенсивности дыхания у гусениц совки-гаммы

Часы учета	1-я повторность	2-я повторность
13 час.	838,2	1744,2
16 „	838,2	1860,0
19 „	1161,0	1860,0
22 „	1161,0	1744,2
1 „	1333,2	814,2
4 „	1204,2	814,2
7 „	1204,2	988,2
10 „	1204,2	588,2
13 „	1204,2	988,2

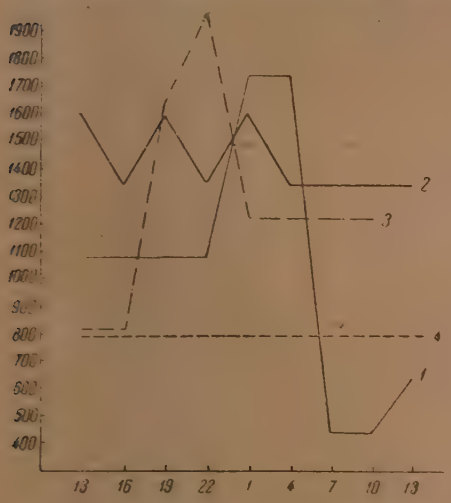

Рис. 3. Суточные изменения интенсивности дыхания у бабанухи

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса. *1* — первая повторность, *2* — вторая повторность, *3* — третья повторность, *4* — четвертая повторность

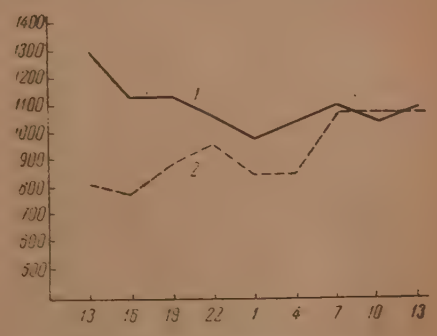

Рис. 4. Суточные изменения энергии дыхания у личинок ольхового листоеда

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1а час на 1 г живог о веса. *1* –личинки III возраста, *2* — личинки IV возраста

В качестве примера воздействия внешних факторов можно указать на сезонные сдвиги суточной ритмики дыхания, которые у насекомых с длительным периодом жизни имагинальной фазы происходят под влиянием сезонной смены погодных условий. Так, у зерновой жужелицы максимум поглощения кислорода в мае наблюдается между 1 и 4 часами, а в августе в 22—1 час. У насекомых с меньшей продолжительностью жизни имагинальной фазы сезонные сдвиги отсутствуют. Например,

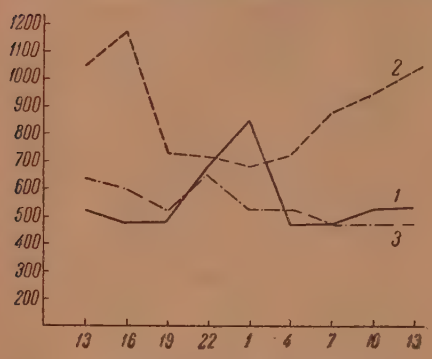

Рис. 5. Суточный ритм дыхания у молодых жуков

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса. *1* — зерновая жужелица, отродившаяся, *2* — ольховый листоед, отродившийся, *3* — зерновая жужелица через 10 дней после отрождения

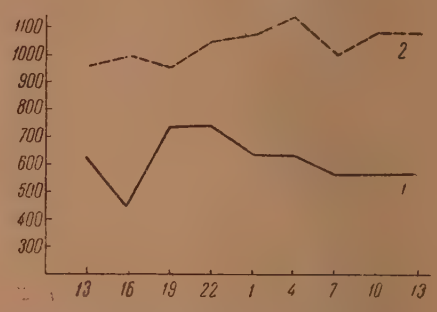

Рис. 6. Влияние внешних условий на суточный ритм интенсивности дыхания ольхового листоеда

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса *1* — 10 суток при постоянной температуре и сменном освещении, *2* — 20 суток при постоянной температуре, и в темноте

у ольхового листоеда подъем и падение кривой с момента выхода жуков на поверхность весной до их гибели наблюдались в одни и те же часы суток (рис. 1).

В целях выделения ведущих элементов внешней среды, влияющих на изменение суточного ритма дыхания, был поставлен ряд лабораторных опытов. В одной серии опытов насекомые находились при постоянной температуре и сменном освещении, в другой — при постоянной температуре и в темноте. В обоих случаях корм давался непрерывно в течение суток. В третьей и четвертой сериях условия опыта были те же, что и в первых двух, но корм давался только днем между 7 и 15 часами. В первой и второй сериях в качестве подопытных объектов использовались жуки зерновой жужелицы и ольхового листоеда, в последних — только жуки зерновой жужелицы.

Во всех вариантах опытов наблюдалось нарушение нормального суточного ритма, характерного для каждого исследованного вида. Однако срок, необходимый для этого, варьировал в зависимости от условий опыта.

В первом варианте опытов у зерновой жужелицы нормальный суточный ритм сохраняется в течение месяца. Вместе с тем жуки ольхового листоеда в тех же условиях становятся аритмичными уже на 20-й день. Во втором варианте опытов изменение ритма у ольхового листоеда происходит на 10-й день, у зерновой жужелицы — на 20-й день. В обоих случаях при графическом изображении одновершинность кривой, типичная для обоих видов, сменяется волнообразной линией, свойственной аритмичным видам (рис. 7). Совсем по-иному видоизменяется суточная динамика интенсивности дыхания в третьем и четвертом вариантах. Опыты эти ставились с 14.VIII до 30.IX. В этот период в природных условиях жужелицы питаются в ночные часы между 9 и 12 часами. В лаборатории, при условии свободного выбора времени питания, поведение жуков становится аритмичным, т. е. они питаются в любое время

суток. При ограниченных же сроках питания поведение их меняется в зависимости от условий освещения. В четвертом варианте, когда насекомые круглые сутки находились в темноте, они с первого же дня охотно питались в часы, когда им предоставлялся корм. При сменном же освещении (третий вариант) зерна пшеницы в первые дни оставались нетронутыми, жуки сидели под укрытием из тонкого слоя песка и не выходили на поверхность, куда помещался корм. Только на пятый день жуки начали питаться, однако степень поедаемости зерен в этом варианте

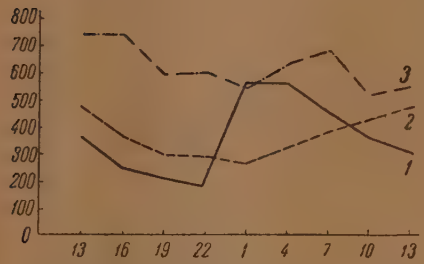

Рис. 7. Суточный ритм интенсивности дыхания у насекомых в конце зимовки

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса. *1* — зерновая жужелица, *2* — песчаный медляк, *3* — ольховый листоед

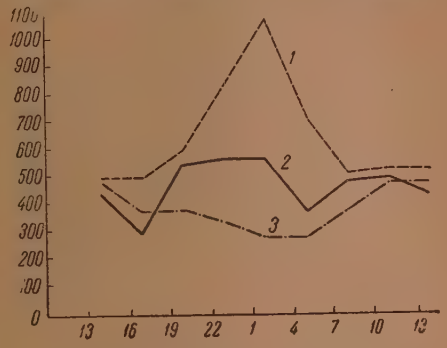

Рис. 8. Влияние сроков питания на суточную ритмику дыхания зерновой жужелицы

По оси абсцисс — часы суток, по оси ординат — потребление O_2 (в мм³) в 1 час на 1 г живого веса. *1* — жуки из природы, *2* — жуки питались днем 20 дней, *3* — жуки питались днем 40 дней

опытов была все время несколько ниже, чем в первом. Изменения суточной ритмики дыхания в общих чертах совпадают с изменениями в активности. В опыте с постоянным затемнением конфигурация кривой дыхания резко изменилась на 20-й день (рис. 8). Одновершинность, характерная для насекомых, взятых из природы, сменилась двувершинностью. Помимо ночного подъема (в 21—1 час), появился еще и дневной подъем в 7—13 часов. Второй подъем, более низкий, чем первый, возник в результате повышения обмена, вызванного кормлением в дневные часы. Следовательно, кривая одновременно отражает и результат многолетнего действия условий существования данного вида и влияние измененных условий содержания. При дальнейшем пребывании в темноте и кормлении днем влияние предыдущих условий уже перестает сказываться. На 40-й день ночной подъем интенсивности дыхания исчезает и остается лишь дневной подъем.

В опытах со сменным освещением (третий вариант) нарушение нормального суточного ритма происходит несколько позднее. На 20-й день суточная кривая дыхания попрежнему остается одновершинной, только становится несколько более пологой, и лишь на 55-й день конфигурация ее существенно изменяется: исчезает подъем в ночные часы и вновь выработан дневной подъем. Таким образом, в опытах с ограниченными сроками кормления в результате изменения условий среды не только нарушается нормальный ритм, но и вырабатывается новый. Сопоставление результатов, полученных по первому — второму и третьему — четвертому вариантам опытов, позволяет притти к заключению, что элементы климата, из которых в ряде случаев наибольшее значение имеет свет, оказывают влияние на суточную ритмику дыхания. Однако влияние это выражается не в непосредственном действии. В опыте с зерновой жужелицей свет выступает лишь как фактор, определяющий сроки активности и питания насекомых. Основным же фактором, обусловливающим

характер суточного ритма, вероятно, являются сроки питания и те изменения, которые происходят в обмене в связи с процессом пищеварения.

Обсуждение результатов

Анализ полученных нами материалов показывает, что нормальный суточный ритм дыхания может быть нарушен в результате воздействия различных внешних факторов: температуры, освещения, сроков кормления. Быстрота смещения суточной ритмики зависит как от действующего фактора, так и от видовой специфики насекомого. У исследованных нами видов нормальный суточный ритм дыхания при изменении условий содержания сохранялся в течение 10—40 дней. Поэтому кратковременные наблюдения могут привести к заключению о независимости ритмики дыхания от внешних факторов. Так, Поляков [16], Олифан [15] и Ланг (Lang [26]), проводившие наблюдения за различными голодающими беспозвоночными в течение трех дней, пришли к выводу, что суточный ритм дыхания не зависит от питания. Однако из материалов видно, что суточный ритм сохранялся не потому, что он не связан с питанием, а потому, что трех дней голода было недостаточно, чтобы его изменить.

По этой же причине пришел к ошибочному выводу Нашиваненко [13], изучавший суточные изменения реакции насекомых на высокие температуры. Автор приходит к выводу, что обмен веществ в течение суток меняется под влиянием внутренних закономерностей и не зависит от условий среды. Этот вывод безусловно неправилен и является следствием кратковременности опытов.

В свете полученных нами данных вызывает также сомнение классификация типов активности, предложенная Парком (Park [27]), в которой суточный ритм активности делится на активность, полностью зависящую от изменений внешних условий, и активность, полностью не зависящую от внешних условий. Вероятно, продолжительность опыта была недостаточна, для того чтобы изменить нормальный суточный ритм активности.

Суммируя результаты исследований 1947—1948 гг., а также данные Старка [20], Полякова [16] и Олифан [15], мы видим, что суточный ритм энергии дыхания обнаружен у 14 видов насекомых. По данным ряда авторов, он имеется также и у других животных — беспозвоночных и позвоночных (Ланг [26], Клаузен, Clausen [25], Щербакова [22, 23]). Кроме того, работами Рубина [18], Сисакяна [19] и Любименко (цит. по Рубину) установлено, что у растений имеется в достаточной степени закрепленный ритм интенсивности дыхания и интенсивности работы ферментов. Следовательно, суточный ритм интенсивности дыхания имеет широкое распространение в животном и растительном мире.

Анализ полученных нами данных о суточном ритме дыхания и сопоставление их с литературными данными по поведению насекомых позволяют провести ряд параллелей.

1. Насекомые, в связи с суточными изменениями интенсивности дыхания, делятся на ритмичные и аритмичные. Также разделяются они и по характеру активности (Калабухов [6]).

2. В суточном ритме энергии дыхания наблюдаются сезонные сдвиги. Такие же сезонные сдвиги отмечены и в суточной ритмике активности (Мончадский [10, 11, 12], Крохина [8], Брегетова [3], Чагин [21], Эдельман [24]).

3. Нормальный суточный ритм энергии дыхания может быть изменен под воздействием внешних факторов: температуры, освещения, сроков принятия пищи. Сходные результаты получены при воздействии этими же факторами на суточный ритм активности (Калабухов [6]).

4. Суточные изменения интенсивности дыхания находят отражение в реакции насекомых на температурные воздействия. В качестве примера

могут служить данные Нашиваненко [13] о суточном изменении жаростойкости насекомых и наблюдения Старка [20] и Ликвентова [9] за суточными изменениями преферендума у ряда насекомых.

Приведенные материалы доказывают наличие тесной связи между суточным ритмом энергии дыхания, с одной стороны, и характером суточной активности насекомых и суточными изменениями их реакции на температурные воздействия — с другой. Суточный ритм энергии дыхания более или менее прочно закреплен. Поэтому незначительные изменения погодных условий (облачность, временное похолодание, выпадение осадков) не могут вызвать его изменения. Отсюда следует, что суточный ритм интенсивности дыхания может быть использован для общей характеристики поведения насекомых.

Суточному ритму дыхания до сих пор не уделяли должного внимания. Экологические и физиологические исследования, как правило, проводятся без учета суточного ритма, что может привести к ряду методических ошибок.

Так, определение интенсивности дыхания без учета ее суточных колебаний может дать неоднородный материал с большими отклонениями в отдельных повторностях, в том случае, когда учеты производятся в различное время дня. Поэтому в целях получения сравнимого материала, особенно, если работа ведется с видами, различающимися по характеру активности, необходимо производить определение среднесуточной интенсивности дыхания, что, как правило, не делается (Кожанчиков [7]).

Характер суточных колебаний интенсивности дыхания существенно меняется после длительного пребывания насекомых в условиях постоянных температуры, влажности и освещения. Отсюда следует, что насекомые, находящиеся длительный срок в лаборатории в константных условиях, существенно отличаются от природных особей того же вида.

Изменения интенсивности дыхания в течение суток и их сезонные сдвиги также являются показателем изменения физиологического состояния насекомых. Отсюда следует, что реакция насекомых на одни и те же внешние факторы также меняется, как в течение суток, так и посезонно. Большой фактический материал, подтверждающий правильность такого заключения, приведен в работе Мончадского [12], обобщившего литературные данные по изменению реакции насекомых на температурные воздействия. Из этих материалов, а также из наших наблюдений вытекает, что взаимоотношения организма со средой необходимо изучать в их динамике. Практическая значимость такой постановки исследований изложена в работе Старка [20], в которой автор показывает, что максимальная уловистость притеняющей приманки из сухих растительных остатков в течение всего сезона достигается лишь в том случае, когда конструирование ее производится с учетом суточных и сезонных изменений реакции насекомых на температуры и влажности. Однако далеко не все экологи держатся вышеуказанной точки зрения, считая, что требования особи в течение жизни неизменны (Граевский [4], Зенякин [5], Беклемишев [1]).

Ошибочность такого взгляда видна из приведенных нами материалов.

Выводы

1. Насекомые по характеру суточных изменений интенсивности дыхания делятся на ритмичных и аритмичных.

2. Суточные изменения интенсивности дыхания и характер активности подчинены одним и тем же закономерностям. Поэтому суточный ритм энергии дыхания может быть использован как физиологический показатель поведения насекомых.

3. Суточные и сезонные изменения интенсивности дыхания свидетельствуют о суточных и сезонных изменениях реакции насекомых на одни

и те же раздражения. Отсюда следует, что взаимоотношения организма со средой необходимо изучать в их динамике.

5. Факт наличия суточного ритма интенсивности дыхания и его сезонных сдвигов ставит под сомнение правильность распространенного понятия оптимума, как величины, достаточно неизменной для отдельных стадий развития, и вызывает необходимость пересмотра данного вопроса.

Литература

1. Беклемишев В. Н., Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов, Тр. Пермск. биол. ин-та, т. VI, вып. 3-4, 1937.— 2. Благовещенский Д. И., Брегетова Н. Г., Мончадский А. С., Активность нападения комаров в природных условиях и ее суточный ритм, Зоологический журнал, т. XXII, вып. 3, 1943.— 3. Брегетова Н. Г., Активность нападения на человека и ее суточный ритм у комаров Aedes caspius Pall. и Aedes vexan Mess. в природных условиях южного Таджикистана, Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2-3, 1946.— 4. Граевский Э. Я., Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих, Журнал общ. биол., т. VII, № 6, 1946.— 5. Зенякин Л. А., К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена у Operophtera brumata L. и Chloridea obsoleta (Lepidoptera), Энтомол. обозрение, т. XXII, № 3-4, 1937.— 6. Калабухов Н. И., Суточный цикл активности животных, Успехи совр. биол., т. XII, вып. 1, 1940.— 7. Кожанчиков И. В., Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии, Изд-во ВАСХНИЛ, Л., 1937.— 8. Крохина М. Ф., Активность нападения малярийного комара Anopheles pulchericus на человека в природе и ее суточный ритм, Изв. АН СССР, № 2-3, 1946.— 9. Ликвентов А. В., Суточные и сезонные изменения предпочитаемых температур у зерновой жужелицы, Энтомол. обозрение, т. XXX, № 3-4, 1949.— 10. Мончадский А. С., Активность нападения комаров на человека в природных условиях, Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2-3, 1946.— 11. Мончадский А. С., Активность нападения и ее суточный ритм у Mansonia richiardii Sic., Изв. АН СССР, № 2-3, 1946.— 12. Мончадский А. С., О типах реакций насекомых на изменения температуры окружающей среды. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1949.— 13. Нашиваненко Т. Т., Ритмические изменения в чувствительности организмов к высокой температуре и температурная адаптация, Бюлл. экспер. биологии и медицины, т. VI, № 1, 1938.— 14. Олифан В. И., Суточная ритмичность дыхания личинок рыб, ДАН, XXIX, № 8, 1940.— 15. Олифан В. И., Суточная ритмичность роста и дыхания у личинок комара Anopheles maculipennis, ДАН СССР, т. LII, № 1, 1947.— 16. Поляков Ю. Д., Суточный ритм поглощения кислорода жуками Dytiscus marginalis, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, т. XLVI, № 5, 1937.— 17. Поляков Ю. Д., Суточный ритм поглощения кислорода мальками линя, там же, отд. биол.; т. XLIX, № 1, 1940.— 18. Рубин Б. А., Арциховская Е. В., Спиридонова Н. С., Луников О. М., О периодичности некоторых процессов в растении, ее причинах и физиологическом значении, Биохимия, т. X, вып. 1, 1948.— 19. Сисакян и Кобякова А., О суточном ходе некоторых биохимических показателей в растениях, Биохимия, т. V, вып. 3, 1940.— 20. Старк В. Н., Биологическое обоснование приманочного метода борьбы, Сборн. трудов Всес. ин-та защ. раст., 1948.— 21. Чагин К. П., Активность нападения комаров на человека и ее суточный ритм в природе в условиях Приморского края, Энтомол. обозрение, т. XXX, № 1-2, 1948.— 22. Щербакова О. П., Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у высших млекопитающих. Нормальная суточная периодика физиологических процессов, Бюлл. экспер. биологии и медицины, т. IV, № 4, 1948.— 23. Щербакова О. П., Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у высших млекопитающих, там же, т. V, № 2, 1938.— 24. Эдельман Н. М., Суточный ритм интенсивности дыхания у насекомых, Энтомол. обозрение, т. XXX, № 3-4, 1949.— 25. Clausen R. G. Oxygen consumption in fresh water fishes, Ecology, vol. XVII, No. 2, 1936.— 26. Lang J., Über den Sauerstoff-Verbrauch von Lumbriculis variegatus und Rhynchelmus limosella, Biologisches Ztbl., Bd. LIV, 1934.— 27. Park O., Studies in nocturnal ecology, III. Recording apparatus and further analysis of activity rhythm, Ecology, vol. XVI, 1935.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

О ПРИКРЕПЛЕНИИ ВИСЦЕРАЛЬНЫХ ДУГ К ОСЕВОМУ ЧЕРЕПУ У РЫБ

Академик И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Вопрос о первичном расчленении дорсальных отделов висцеральных дуг позвоночных был с достаточной полнотой разобран М. М. Воскобойниковым [1], и мне нет надобности на этом останавливаться. Я не вхожу в обсуждение того, являются ли дорсальные элементы жаберных дуг первично аркуальными или интераркуальными образованиями. Так как моей дальнейшей задачей является изучение преобразований верхних отделов висцеральных дуг при переходе от рыб к наземным позвоночным, то я могу исходить из существующего у рыб расчленения. Верхними элементами дуг при этом оказываются pharyngobranchialia. То обстоятельство, что они поддерживают связь с соседними дугами и имеют, быть может, интераркуальное происхождение, не меняет положения. Однако у некоторых Teleostomi имеются по два pharyngobranchialia — обычные infrapharyngobranchialia и верхние suprapharyngobranchialia (Wijhe [20]). Последние во всяком случае не являются интераркуальными образованиями, они занимают положение как будто верхних концов дуг, прочно укрепляются по бокам у основания черепной коробки и оказываются в роли подвесков жаберных дуг. Таким образом, например, у осетровых первые жаберные дуги оказываются соединенными с черепом двойной связью — медиальной — посредством infrapharyngobranchialia с основанием черепа и латеральной — с его боками, посредством прочно причленяющихся к ним suprapharyngobranchialia. Следы такой двойной связи с черепом можно обнаружить и на первых висцеральных дугах — челюстной и гиоидной — и притом не только у рыб, но и у наземных позвоночных. Так как вопрос о первичном прикреплении обеих первых дуг к осевому черепу оказывается чрезвычайно запутанным, то это оправдывает попытку разобраться в нем с несколько новых точек зрения. До сих пор сравнение прикреплений челюстной дуги к черепу производилось с формально-морфологических позиций — по сравнительноанатомическим данным, дополняемым эмбриологическими. Были, правда, довольно многочисленные и небезуспешные попытки объяснить те или иные изменения в положении и укреплении первых висцеральных дуг изменением их функции. Однако при этом учитывалась только функция захватывания и раздробления пищи и почти совершенно оставлялось без внимания участие этих дуг в дыхательных движениях. Анализ последних облегчается наличием работ М. М. Воскобойникова, который изучал строение висцерального аппарата рыб в связи с его функциями. По М. М. Воскобойникову [2], дыхательная функция жабер поддерживается работой комбинации

сложных аппаратов, построенных по принципам нагнетательного и разрежающего насосов. У низших рыб — селахий и отчасти осетровых — значительную роль играет нагнетательный насос, действующий при помощи периодических сокращений ротовой и глоточной («внутренней жаберной») полости. При закрытых клапанах ротового отверстия оно ведет к проталкиванию воды через жаберные щели наружу (схема дыхания рыб по Баглиони). У высших рыб преобладающая роль переходит к разрежающему насосу, действующему при помощи отводящих движений жаберных складок (у селахий), жаберной крышки и перепонки. Наружные края жаберной крышки и перепонки скользят при их отведении по боковой поверхности тела, будучи плотно к ней прижаты. Расширение наружной жаберной полости ведет, таким образом, к просасыванию воды из ротовой полости через жаберные щели под жаберную крышку. При последующем опускании последней вода выталкивается наружу (рис. 1). У большинства рыб наблюдается совместная работа обоих насосов. У двоякодышущих оперкулярный аппарат редуцируется, и основная роль вторично переходит к нагнетательному насосу.

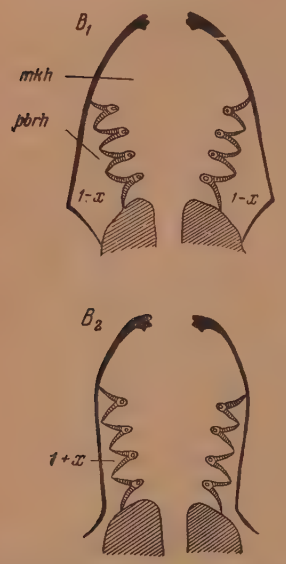

Рис. 1. Механизм жаберного дыхания высших рыб по М. Воскобойникову. Схема

B_1 — положение в конце вдыхания, B_2 — положение при выдыхании. *mkh* — ротоглоточная полость; *pbrh* — наружная жаберная полость (под жаберной крышкой); $1-x$ и $1+x$ — области пониженного и повышенного давления

Функция первичного нагнетательного насоса поддерживается работой мускулатуры, сжимающей весь висцеральный аппарат — m. constrictor communis, и ее производных, являющихся, следовательно, главной дыхательной мышцей низших рыб (кроме того, известную роль играют mm. adductores arcuum). Антагонистами этой мускулатуры являются: во-первых, некоторая эластичность всей скелетной системы висцерального аппарата и, во-вторых, действие мышц, оттягивающих нижние отделы висцеральных дуг,— гипобранхиальная мускулатура. Висцеральные дуги складываются в виде буквы Σ при сжатии жаберной полости и выпрямляются при ее расширении. Роль отдельных жаберных дуг оказывается в значительной мере пассивной. Действие разрежающего насоса требует более активной работы жаберных дуг для периодического поднятия жаберных складок и предполагает также наличие известной упругости последних. Первое достигается активным передвижением жаберных дуг, именно их поворачиванием средними сочленениями (между cerato- и epibranchialia) наружу и вперед. Второе достигается развитием скелета жаберных складок в виде системы лучей, а у высших рыб — развитием окостенений жаберной крышки и перепонки. Основная работа разрежающего насоса производится мускулатурой отдельных дуг — мышцами, поднимающими и отводящими висцеральные дуги (m. levator palatoquadrati, m. protractor hyomandibularis, mm. levatores arcuum), а также вентральной и гипобранхиальной мускулатурой. Так как работа разрежающего насоса концентрируется в процессе эволюции высших рыб на передних висцеральных дугах, то их мускулатура и их укрепление на черепе приобретают первостепенное значение. С другой стороны, при развитии жаберной крышки на гиоидной дуге жаберные дуги вновь теряют свою активную роль. Они концентрируются под гиоидной дугой и приводятся в движение через посредство последней. Поэтому работа всего дыхательного аппарата высших рыб управляется движениями гиоидной дуги. При ее

связи с челюстной дугой последняя неизбежно вовлекается в дыхательную функцию висцерального аппарата.

1. Жаберные дуги

О первичном строении и функциях висцерального аппарата дает некоторое представление организация ископаемых бесчелюстных и современных круглоротых. Весь висцеральный аппарат нес первоначально только дыхательную функцию. Его скелет имел вид целостной решетки. Наличие мышцы, охватывающей весь висцеральный аппарат, и изгибы хрящевых дуг обеспечивали возможность сжатия жаберной области; анастомозы между дугами служили для сохранения известного расстояния между ними — они не допускали сплющивания жаберных мешков. Расширение жаберных мешков происходило в силу эластичности всей жаберной решетки в целом.

У рыб жаберные дуги расчленены каждая на четыре отдела (hypo-, cerato-, epi- и pharyngobranchialia) и соединены между собой с брюшной стороны посредством непарных элементов (copulae s. basibranchialia), а со спинной стороны — помощью отростков и связок на epi- и pharyngobranchialia последовательных дуг. Эти связи поддерживают известное расстояние между дугами при их движении (см. Воскобойников [1, 2]). Первые две висцеральные дуги сохранили следы подобного же расчленения, но утратили свои жабры (сохраняются иногда их рудименты) и приняли на себя новую функцию органов захватывания пищи. Однако у огромного большинства рыб они не только продолжают принимать участие в дыхательных движениях висцерального скелета, но играют даже роль главного двигательного аппарата при жаберном дыхании.

Висцеральный скелет имеет в своих движениях точки опоры на осевом черепе. У круглоротых эта связь достигается простым приращением дорсальной части жаберной решетки к осевой коробке черепа. У ископаемых щитковых — Cephalaspidae, у которых висцеральные дуги также были приращены к черепу, это соединение было двойным — оно охватывало двумя ветвями течение яремной вены, которая проходила в канале под основаниями висцеральных дуг (Стеншьо, Stensiö [17]).

Этот факт является как будто подтверждением давно уже высказанного мной взгляда о первичном характере двойного подвешивания висцеральных дуг, подобного тому, что имеется на жаберных дугах осетровых (Шмальгаузен [4, 5]). У селахий, однако, верхние концы жаберных дуг построены иначе, и это заставляет воздерживаться от такой широкой экстраполяции. Поэтому я высказывал свое предположение [5] в очень осторожной форме. Я считал и теперь считаю, что двойные pharyngobranchialia являются исходной структурой для Teleostomi. Позднее Холмгрен (Holmgren [11]) пытался показать существование обоих дорсальных элементов висцеральных дуг и у селахий. Приводимый им фактический материал я считаю недостаточным, так как он ограничивается только ранними стадиями эмбрионального развития. Несколько обособленные сгущения скелетогенной бластемы рассматриваются как зачатки элементов самостоятельного значения. Кроме того, отростки одних элементов нередко гомологизируются с другими элементами скелета, если они занимают хотя бы в некоторых отношениях сходное положение. Холмгрен описывает закладку pharyngobranchialia селахий как результат обособления верхних концов жаберных дуг и гомологизирует их с suprapharyngobranchialia Acipenser. Он видит гомологов infrapharyngobranchialia в передних отростках верхних концов epibranchialia селахий, продолжающихся в интераркуальную связку (идущую к заднему концу основания предшествующих

pharyngobranchialia). У Acipenser suprapharyngobranchialia закладываются самостоятельно в качестве верхних концов жаберных дуг, а infrapharyngobranchialia развиваются, по Холмгрену, как медиальные отростки epibranchialia. Холмгрен признает, что у Amia и Lepidosteus как раз infrapharyngobranchialia развиваются из самостоятельных зачатков, а suprapharyngobranchialia как отростки epibranchialia, однако он не придает этим различиям особого значения. Он подтверждает наблюдения де Бера (de Beer [8]) и подчеркивает, что оба элемента лежат медиально от головной вены (v. capitis lateralis).

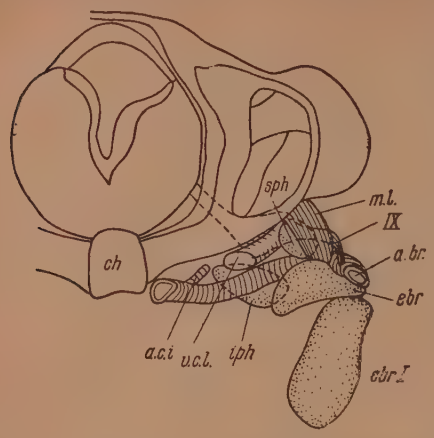

Рис. 2. Acipenser ruthenus в 18 мм. Реконструкция дорсальных частей первой жаберной дуги. Вид сзади

a. br. — выносящая жаберная артерия; *a. c. i.* — внутренняя сонная артерия; *cbr* — ceratobranchiale; *ch* — хорда; *ebr* — epibranchiale; *iph* — infrapharyngobranchiale; *m. l.* — musculus levator arc. br. I; *sph* — suprapharyngobranchiale; *v. c. l.* — яремная вена; *IX* — языкоглоточный нерв

По моим наблюдениям, infrapharyngobranchialia дифференцируются у осетровых (Acipenser ruthenus, Ac. stellatus, Ac. Güldenstädti) немного раньше, чем suprapharyngobranchialia. У Acipenser ruthenus в 12 мм infrapharyngobranchiale I уже хрящевое, а suprapharyngobranchiale I представлено лишь мезенхимным сгущением. Infrapharyngobranchialia образуют дорсомедиальное продолжение жаберных дуг и охрящевевают самостоятельно, хотя их зачатки и находятся в прохондральной связи

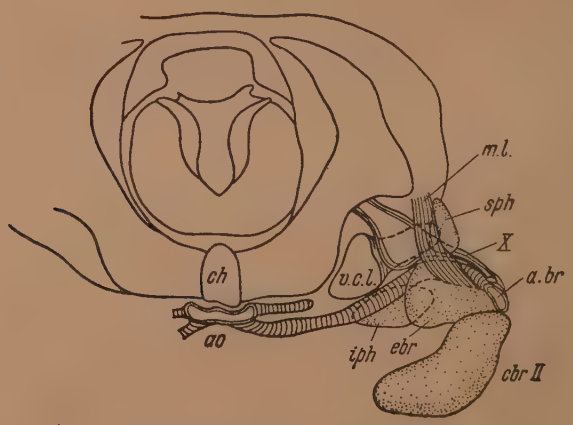

Рис. 3. Acipenser ruthenus в 18 мм. Реконструкция дорсальных частей второй жаберной дуги

ao — спинная аорта; *X* — жаберная ветвь блуждающего нерва. Остальные обозначения см. рис. 2

с epibranchialia (совершенно так же, как зачатки epibranchialia связаны прохондральной тканью с ceratobranchialia). Suprapharyngobranchialia обозначаются вначале как дорсальные мезенхимные и затем прохондральные выступы на epibranchialia I, II, III. Они обладают также

самостоятельными центрами охрящевения (рис. 2, 3) (на третьей дуге я самостоятельного suprapharyngobranchiale не находил; повидимому, оно остается на стадии небольшого отростка epihyale). У Amia и Lepidosteus suprapharyngobranchialia развиваются, по литературным данным, в качестве отростков epibranchialia (Hammarberg [10]). Однако я нахожу у личинки Amia в 12 мм suprapharyngobranchiale I, едва охрящевевшее, совершенно обособленным от epibranchiale I, но зато сращенным со стенкой основания слуховой капсулы (рис. 4). У личинки Amia в 16 мм правое suprapharyngobranchiale I также сращено с черепом, а левого нет вовсе. У личинки в 26 мм я их не нахожу. Очевидно, suprapharyngobranchialia и здесь закладываются в виде самостоятельных хрящей. Они описаны для первых двух жаберных дуг. У личинок Lepidosteus в 20—24 мм я не нахожу самостоятельного suprapharyngobranchiale I. Оно образует одно целое с небольшим еще epibranchiale. Infrapharyngobranchiale I представлено относительно крупным хрящом, причленяющимся к основанию слуховой капсулы между внутренней сонной артерией и яремной веной. Выступ, соответствующий suprapharyngobranchiale I, поднимается латериально от этой вены. Suprapharyngobranchiale II является лишь небольшим прохондральным выступом на epibranchiale II. Оно имеется, по литературным данным, только на второй жаберной дуге. У большой личинки Polypterus (ок. 55 мм) я нахожу самостоятельное infrapharyngobranchiale I. Suprapharyngobranchiale I, хотя образует одно целое с epibranchiale, но представлено мощным выступом на нем, причленяющимся к слуховой капсуле черепа в типичном положении. У взрослого Polypterus (по Allis [7]) оба pharyngobranchialia сращены с epibranchiale I.

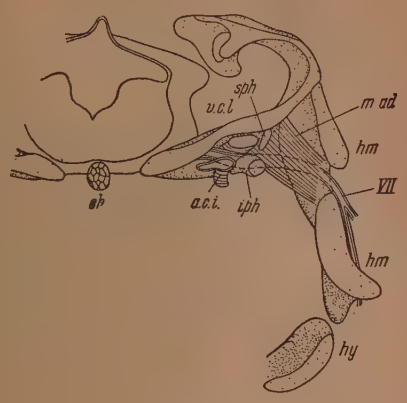

Рис. 4. Amia calva в 12 мм. Реконструкция (комбинация срезов) области верхнего конца гиоидной дуги, начиная с разреза через отверстие для выхода гиомандибулярной ветви лицевого нерва. Вид сзади

hm — hyomandibulare; *hy* — hyoideum; *m. ad.* — musculus adductor hyomandibularis. Остальные обозначения прежние

Что касается положения и возможных гомологизаций, я должен отметить, что infrapharyngobranchialia развиваются как типичные верхние (медио-дорсальные) отделы жаберных дуг, лежащие, как и другие отделы, непосредственно под слизистой оболочкой глотки. В этом отношении они вполне сходны с pharyngobranchialia селахий и в их гомологии не может быть сомнений. То обстоятельство, что они направлены у Teleostomi вперед, а у селахий назад, не является препятствием для гомологизации. Различие в положении не столь велико, как могло бы показаться, так как в обоих случаях они направлены медиально. Некоторое изменение положения связано с изменением характера дыхательных движений (развитие разрежающего насоса и активное поворачивание дуг у форм, исходных для Teleostomi). Что же касается suprapharyngobranchialia, то они занимают совершенно особое положение. Они не лежат в ряду других элементов жаберных дуг. Являясь как бы дорсальными продолжениями (выростами) epibranchialia, они выходят из области, занимаемой типичными элементами жаберных дуг под слизистой оболочкой глотки, и поднимаются прямо вверх к слуховой капсуле, к которой и прикрепляются (у личинки Amia первое даже прирастает). Это — образования sui generis, не сравнимые с другими

частями висцерального аппарата. Они являются в роли подвесков первых жаберных дуг, подобно hyomandibulare гиоидной дуги. По своему происхождению это скорее всего дорсальные выросты epibranchialia, развившиеся в качестве более прочной опоры жаберного аппарата на черепе тогда, когда жаберные дуги играли более активную роль в дыхательных движениях (были носителями жаберных складок или даже крышек).

Утверждение Холмгрена, что оба фарингеальных элемента лежат медиально от головной вены (v. capitis lateralis), также не совсем верно. Правда, обычно у осетровых первое suprapharyngobranchiale лежит медиально от яремной вены. Однако на следующей позади дуге suprapharyngobranchiale всегда лежит латерально от этой вены (см. рис. 3). Кроме того, у стерляди, в качестве индивидуальной вариации, наблюдается прохождение головной вены между обоими pharyngobranchialia и на первой дуге (см. рис. 2). Наконец, у молодых личинок Amia calva suprapharyngobranchiale I располагается всегда латерально от v. capitis lateralis; оно прирастает к черепу и образует крючок, как бы защищающий яремную вену с внешней стороны (см. рис. 4).

Ввиду изложенного я считаю латеральное положение suprapharyngobranchialia по отношению к яремной вене типичным. Двойные pharyngobranchialia имеются у всех примитивных Teleostomi: у осетровых на первых двух-трех жаберных дугах, у Amia calva на первых двух, у Lepidosteus на первых двух (на первой — только у личинки), у Polypterus во всяком случае на первой дуге (на второй имеется ему соответствующий небольшой отросток). Поэтому мы можем считать наличие suprapharyngobranchialia на первых жаберных дугах исходным для всех Teleostomi. Бесспорным является редуцированное состояние этих элементов у Holostei и у Polypterus. Редукция suprapharyngobranchialia у высших рыб (Holostei — Teleostei) объясняется, очевидно, утратой активных дыхательных движений отдельных жаберных дуг (движения всей жаберной системы в целом осуществляются через ее связи с гиоидной дугой, являющейся в роли активного рычага дыхательных движений). У Polypterus изменение дыхания привело к редукции всех вообще дорсальных частей жаберного аппарата.

2. Подъязычная дуга

Если мы считаем исходным для Teleostomi двойное подвешивание жаберных дуг, то естественным является вопрос о характере первичного укрепления первых двух висцеральных дуг. Верхний конец гиоидной дуги почти всегда причленяется к слуховой капсуле черепа. Однако hyomandibulare Teleostomi обладает более латеральным причленением к слуховой капсуле, чем hyomandibulare селахий. Оно лежит снаружи от яремной вены и в этом отношении напоминает suprapharyngobranchialia. Поэтому я высказал [4, 5] предположение, что гиоидная дуга могла иметь двойную связь с черепом — медиальную посредством infrapharyngohyale, которая была реализована у предков селахий, и латеральную соответственно положению suprapharyngohyale, которая характерна для Teleostomi. Полагая, что suprapharyngobranchialia представляют по своему происхождению дорсальные отростки epibranchialia, я не считаю возможным настаивать на существовании какого-либо самостоятельного suprapharyngohyale у форм, исходных для Teleostomi. Возможно, что соответствующий дорсальный вырост epihyale никогда не отчленялся. Я считаю, что hyomandibulare различных рыб вполне гомологичные образования, которые соответствуют одному только epihyale. Это epihyale прикреплялось у хрящевых рыб к черепу посредством infrapharyngohyale, которое вслед затем редуцирова-

лось. Таким образом развилось медиальное причленение hyomandibulare у селахий. У Teleostomi epihyale также прикреплялось через посредство infrapharyngohyale, но получило, кроме того, и собственное латеральное прикрепление к бокам слуховой капсулы посредством дорсального выроста (подобно epibranchialia с их выростами — suprapharyngobranchialia). Медиальное прикрепление (установившееся через посредство infrapharyngohyale) утратило свое значение и редуцировалось.

Таким образом, я считаю, что собственно hyomandibulare у всех Teleostomi гомологично и не является сложным образованием. Различным является лишь его причленение к черепу, и для Teleostomi это причленение было некогда двойным. Это я подчеркиваю, так как некоторые авторы, принимающие сложный состав hyomandibulare (Holmgren), приписывали и мне сходные представления.

Вопрос о происхождении hyomandibulare рыб до настоящего времени чрезвычайно запутан. Разбор всего этого вопроса не входит в наши задачи, но он все же связан с вопросом о первичном причленении гиоидной дуги к черепу и в этих пределах подлежит рассмотрению.

Со времени работ Гегенбаура (Gegenbaur [9]) в течение довольно длительного времени господствовало мнение, что верхний элемент гиоидной дуги, служащий у большинства рыб подвеском для челюстей — hyomandibulare, представляет собой всю верхнюю половину этой дуги, т. е. соединенные epihyale и pharyngohyale. Это мнение было поколеблено Эллисом (Allis [6]), который обратил особое внимание на различное отношение hyomandibulare к гиомандибулярной ветви лицевого нерва (r. hyomandibularis VII). Этот нерв проходит у селахий впереди от hyomandibulare, у осетровых — позади, а у костистых рыб — через отверстие в самом hyomandibulare. Картина осложняется еще тем, что у брахиоптеригий (Polypterus) нерв разделяется перед hyomandibulare и челюстная ветвь проходит впереди от него, а подъязычная — позади. Поэтому Эллис пришел к выводу, что hyomandibulare имеет сложный состав и у различных рыб не гомологичен [1].

Подобное мнение высказывал М. М. Воскобойников [1] и некоторые другие авторы. Шауинсланд (Schauinsland [16]), отмечая у цельноголовых (Callorhynchus) типичное расчленение гиоидной дуги, подобное жаберным дугам, сравнивает hyomandibulare селахий с epihyale. Вслед затем Лютер (Luther [12]) нашел рудиментарное pharyngohyale у верхнего конца hyomandibulare также у некоторых акул. Поэтому А. Н. Северцов [3] и большинство современных анатомов считают, что hyomandibulare представляет собой epihyale. В новейшее время, однако, Холмгрен [11] вновь пытался доказать, что hyomandibulare, хотя в общем гомологично у всех рыб, но все же имеет сложный состав; в основном оно составляется из epihyale, к которому почти всегда (исключение: скаты и осетровые) прирастает suprapharyngohyale и, кроме того, у Teleostomi — гиоидные лучи. Холмгрен находит, что у эмбрионов hyomandibulare всегда закладывается вентрально от подъязычного нерва и последний спускается вниз впереди от зачатка. Позднее зачаток hyomandibulare разрастается вверх позади (у селахий) или впереди (у осетровых) от нерва. У костистых рыб он вырастает вверх двумя ветвями, охватывающими нерв (в виде буквы Y). В связи с верхним

---

[1] Как далеко идет Эллис в своем критицизме, видно из следующего. У заднего края hyomandibulare осетра и стерляди имеется крючкообразный хрящевой выступ, через который перекидывается челюстная ветвь гиомандибулярного нерва при прохождении вперед; гиоидная ветвь этого нерва проходит позади выступа. Так как отношение нерва к этому небольшому выступу сходно с его отношением к hyomandibulare Polypterus, то Эллис гомологизирует эти по своему значению совершенно несравнимые образования — целое hyomandibulare Polypterus с небольшим выступом, охватывающим нерв на hyomandibulare у осетровых.

концом hyomandibulare описывается мезенхимное сгущение, которое принимается за зачаток suprapharyngohyale. Оно входит затем в состав hyomandibulare, образуя его переднюю суставную головку (только у скатов и осетровых это сгущение сливается с черепом). Позади этого зачатка описывается еще одно мезенхимное сгущение, представляющее, по Холмгрену, остаток гиоидного луча. Он входит также в состав hyomandibulare у всех Teleostomi, образуя его заднюю суставную головку (единственную у осетровых). Наконец, еще один подобный зачаток у заднего края hyomandibulare, также остаток гиоидного луча, образует характерный для Teleostomi отросток, к которому причленяется жаберная крышка (processus opercularis).

Мне представляются все эти сравнения, за исключением последнего, крайне искусственными. Сгущение мезенхимного материала далеко не всегда можно рассматривать как зачаток элемента самостоятельного значения. Такие косвенные эмбриологические данные должны подкрепляться сравнительноанатомическими фактами. Развитие жаберной крышки на лучах гиоидной дуги и наличие оперкулярных хрящей у многих рыб говорят в пользу того, что proc. opercularis Teleostomi действительно имеет лучевое происхождение. Участие же лучей в развитии дорсальной части самого hyomandibulare и его суставных головок или поверхностей совершенно гипотетично и даже мало вероятно.

Для нас имеет существенное значение почти всеобщее теперь признание гомологии hyomandibulare у всех Teleostomi. По всей вероятности, hyomandibulare представляет собой только одно epihyale. Infrapharyngohyale нужно считать редуцированным, а suprapharyngohyale, быть может, никогда и не отчленялось от epihyale. Однако имеются данные в пользу того, что hyomandibulare Teleostomi обладало двойным причленением к черепу соответственно положениям infra- и suprapharyngohyale, и если эти последние элементы не сохранились, то все же связь hyomandibulare с черепом оказывается еще в некоторых случаях двойной.

Различное отношение hyomandibulare к гиомандибулярному нерву не имеет, повидимому, большого значения. Однако исходным для Teleostomi было, очевидно, прохождение нерва позади epihyale. Таково оно было у ископаемых Palaeoniscidae, у которых в hyomandibulare не было отверстия, но нередко была глубокая вырезка, проникающая сверху в задний край этой кости и служившая, очевидно, для прохождения нерва. В некоторых случаях (Glaucolepis) имелось отверстие у заднего края hyomandibulare. У современных осетровых, а также у Polyodon имеется у заднего края hyomandibulare хрящевой выступ, более или менее полно охватывающий гиомандибулярный нерв. Это можно рассматривать как зачаточный канал для нерва. У современного Polypterus канала нет, и нерв охватывает hyomandibulare своими ветвями — челюстная ветвь проходит впереди, а гиоидная сзади. У Holostei обычно имеется отверстие для прохождения нерва. Однако у близкой к современной Amia мезозойской Sinamia отверстия в hyomandibulare не было (Stensiö [181]). У Lepidosteus отверстие имеется, но оно расположено ближе к переднему краю. Наконец, хотя у костистых рыб, как правило, hyomandibulare продырявлено для прохождения нерва, у Cyclopterus отверстия нет и нерв проходит впереди от этой кости. Так как нет основания сомневаться в гомологии hyomandibulare во всех этих случаях, приходится признать, что отверстие, развившееся у первичных Teleostomi из вырезки у заднего края hyomandibulare (как это видно у Chondrostei), могло в процессе эволюции переместиться к переднему его краю (Lepidosteus), а затем и освободить нерв впереди от hyomandibulare (Cyclopterus).

Теперь вернемся к основному вопросу о первичном прикреплении hyomandibulare к черепу и о его функциональном значении.

У палеозойских Crossopterygii — Rhipidistia верхний отдел гиоидной дуги — hyomandibulare, хотя и было представлено одной костью, однако имело две суставные головки и соответственно два причленения к черепной коробке, помещавшиеся одно над другим в слуховой области (рис. 5). Между обоими сочленениями на внутренней поверхности

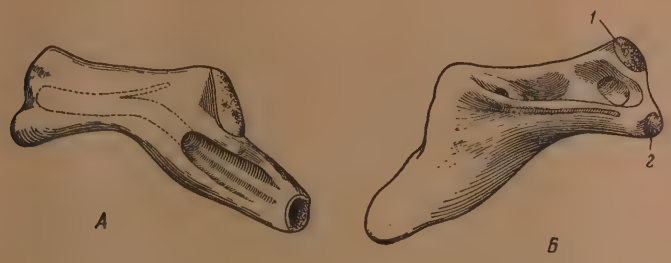

Рис. 5. Hyomandibulare ископаемой кистеперой рыбы Ectosteorhachis (Megalichthys)

А — вид снаружи, *Б* — вид с внутренней стороны (по Ромеру.) *1* — дорсальная, *2* — вентральная головки для сочленения с черепом

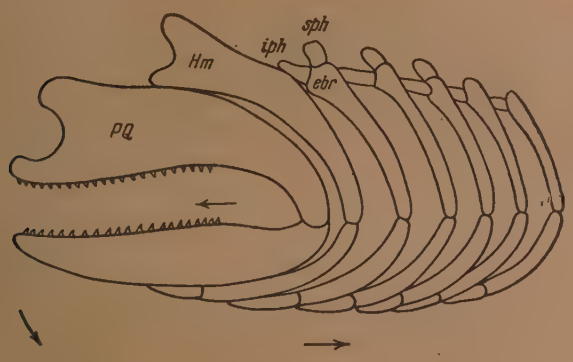

Рис. 6. Схема, показывающая примитивные для Teleostomi соотношения висцеральных дуг и их двойные причленения к черепу. Стрелки указывают направления движений при вдыхании (средние суставы отводятся наружу и вперед)

PQ — palatoquadratum. Остальные обозначения прежние

кости помещалось направленное назад широкое углубление, в котором, очевидно, лежала яремная вена. На дне этого углубления находится ямка (у Ectosteorhachis s. Megalichthys) или резко ограниченный желоб (Eusthenopteron), переходящий позади в канал, пронизывающий кость и выходящий на наружную поверхность hyomandibulare, где он продолжается в виде поверхностного желобка с более или менее ясными подразделениями. Сравнение с современными Teleostomi показывает с несомненностью, что в этом канале проходил лицевой нерв. Подразделения поверхностного желобка указывают на прохождения его главных ветвей: r. opercularis, r. hyoideus и r. mandibularis. Таким образом, оба причленения подъязычночелюстной кости охватывали яремную вену точно так же, как ее охватывают оба pharyngobranchialia жаберных дуг осетровых. Двойное причленение гиоидной дуги к черепу уста-

новлено у всех исследованных представителей Rhipidistia — Osteolepida, у которых подъязычночелюстная кость оказалась в достаточной сохранности, именно: у Eusthenopteron (Westoll [19]), Rhizodopsis (Säve-Söderbergh [15]), Ectosteorhachis s. Megalichthys (Romer [14]).

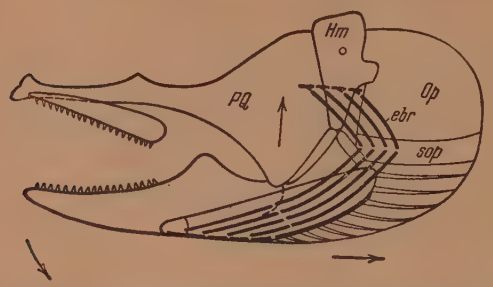

Рис. 7. Схема, показывающая соотношения висцеральных дуг у костистых рыб. Стрелки указывают направление движений при вдыхании (средние суставы отводятся наружу и вверх)

Op, sop — окостенения жаберной крышки; под ними — лучи жаберной перепонки. Жаберные дуги закрашены тушью. Остальные обозначения прежние

Положение суставных головок на hyomandibulare у Osteolepida показывает, что подъязычночелюстная кость могла свободно двигаться только в горизонтальной плоскости, т. е. поворачиваться около почти вертикальной оси, проходящей через обе головки. При этом задний край hyomandibulare вместе с жаберной крышкой (причленение которой отмечено широкой суставной головкой) отводился от боковой стенки тела (или, наоборот, прижимался к ней). В этом движении должен был участвовать и изогнутый несколько вниз конец hyomandibulare и связанные с ним части, т. е. должны были раздвигаться (и сдвигаться) верхние концы ceratohyalia, а также задние (суставные) ветви челюстей.

Дыхательные движения отличались у Osteolepida некоторыми особенностями от большинства современных форм, и эти особенности определяются именно двойным прикреплением и положением hyomandibulare (а вероятно, и жаберных дуг). У современных Holostei и Telostei hyomandibulare направлено в основном вниз, а не назад (иногда даже вперед), сочленение располагается в горизонтальной плоскости, а не в вертикальной, и, следовательно, hyomandibulare отводится от стенки тела не сзади наперед, а снизу вверх. Положение hyomandibulare современных костных рыб определяется, вероятно, концентрацией жаберного аппарата на небольшом пространстве под черепом и во всяком случае связано с централизацией его движений как целого, зависящих полностью от движений гиоида (Воскобойников [2]). Дыхательные движения Crossopterygii были, очевидно, сходны в большей мере с тем, что имеет место у осетровых, у которых hyomandibulare также направлено отчасти назад и несколько поворачивается при отведении вперед. Двойное подвешивание дуг гарантирует устойчивость этих движений в горизонтальной плоскости. Однако у осетровых двойное причленение hyomandibulare во всяком случае утрачено. Это объясняется, вероятно, вторичным развитием подвижности при резкой гиостилии, как приспособлением к выдвиганию рта у осетровых рыб (донное питание).

Своеобразие дыхательных движений Crossopterygii мы считаем, как и двойное подвешивание дуг, примитивным для Teleostomi признаком. Оно указывает на происхождение от форм с малой концентрацией жаберного аппарата, располагавшегося позади hyomandibulare (рис. 6), а не под ним (внутрь от гиоидной дуги), как у высших рыб (рис. 7). У Osteolepida нижняя суставная головка hyomandibulare располагалась под яремной веной, а верхняя — над нею. Оба сочленения лежали у выхода яремной вены и гиомандибулярного нерва из яремного канала, т. е. непосредственно на его стенке (lamina lateralis). У Chondrostei — Palaeoniscidae hyomandibulare занимало сходное положение. Его сочленение с черепом располагалось также вертикально (Glaucolepis по Нильсену, Nielsen [13]). Здесь, однако, не было ясного разделения на

два сустава, а имелась единая вертикально вытянутая суставная поверхность (рис. 8). Интересно, что в ряду ископаемых Palaeoniscidae можно проследить за изменениями в положении hyomandibulare. Линия причленения из вертикальной переходит в косую: у Perleides (Стеншьо [17]) она стоит еще почти вертикально, у Ospia, Boreosomus, Saurichthys — под значительным углом к горизонтали. Под значительным углом (до 45°) к горизонтали лежит линия причленения hyomandibulare

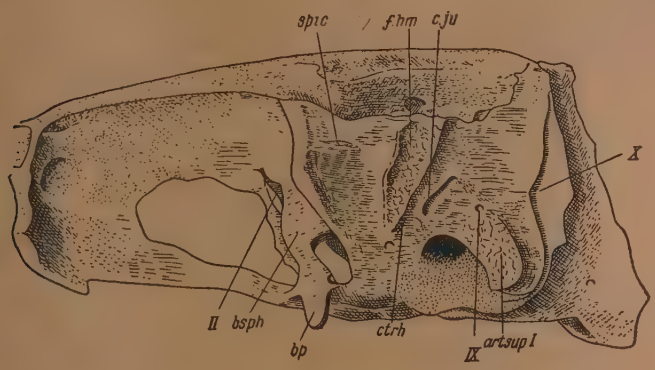

Рис. 8. Glaucolepis Stensiöi. Черепная коробка, вид сбоку. (по Нильсену)

artsup I—суставная поверхность для причленения suprapharyngobranchiale I; *bp* - базиптеригоидный отросток; *bsph* — восходящие ветви базисфеноида; *c. ju.*—канал для выхода яремной вены; *ctrh*—отверстие для выхода гиомандибулярного нерва; *f. hm* — суставная поверхность для причленения hyomandibulare; *spic* — спиракулярный канал

к черепу и у примитивных костистых рыб: Elops, Albula. У современных Chondrostei hyomandibulare направлено также в большей мере назад, чем вниз. В особенности это резко выражено у Polyodon. Очевидно, у древнейших Palaeoniscidae, а отчасти и у современных осетровых, дыхательные движения совершались в общем по тому же типу, что и у кистеперых рыб. В ряду Chondrostei наблюдаются все переходы к типу дыхания современных Holostei и Teleostei, обладающих сконцентрированным жаберным аппаратом. У Palaeoniscidae причленение hyomandibulare захватывает область стенки яремного канала (и следовательно, камеры тройничного лицевого нерва), в особенности своей нижней частью. При повороте нижним краем вперед и вверх эта часть сочленения перемещалась по стенке яремного канала (lamina lateralis) так, что в конце концов все сочленение располагалось выше яремной вены (Холмгрен [11]).

Челюстная дуга Crossopterygii имела два самостоятельных прикрепления к черепной коробке. Можно и здесь предполагать наличие исходного двойного прикрепления. Однако при разнообразии форм причленения челюстей у разных рыб нелегко ответить на вопрос, какие из этих прикреплений являются первичными. Мы в дальнейшем еще вернемся к этому вопросу. Однако сейчас отметим, что у палеозойских Crossopterygii имелась своеобразная связь между движениями гиоидной и челюстной дуг. Челюстная дуга была связана с боковой стенкой черепа, где имеется соответствующий выступ — proc. basipterygoideus. По своему положению под яремной веной, проходящей латерально над ним, это прикрепление напоминает причленение жаберных дуг посредством pharyngobranchialia. Это прикрепление помещается у Crossopterygii относительно далеко впереди в посторбитальной области черепа (глазницы лежат в передней части черепа) (рис. 9). Наличие базиптеригоидного сочленения ограничивает возможность перемещения челюстей

(palatoquadratum) вдоль основания черепа (допуская, однако, их отведение и приведение при дыхательных движениях). Между тем гиомандибулярная кость, связанная с задним краем верхней челюсти — quadratum, поворачивается, как мы видим, при вдыхательных движениях вперед (и вбок), толкая при этом и palatoquadratum вперед. Это странное противоречие нашло довольно неожиданное разрешение в осевом черепе Crossopterygii — окостенение передней части черепа (с глазницей и базиптеригоидными отростками) отделено от окостенения задней части черепной коробки (затылочной и слуховой области). Разделение костного черепа на два отдела допускало некоторую подвижность. При вдыхании гиомандибулярная кость поворачивалась (жаберная крышка при этом отводилась), толкала небноквадратный отдел челюстей вперед, а это, в свою очередь, приводило к поднятию передней части черепа со вторичными челюстями. Таким образом, вдыхательное движение висцерального аппарата автоматически связывалось с приоткрыванием ротового отверстия и раздвиганием спиракулярной щели, а выдыхание (т. е. проталкивание воды через жаберный аппарат и из-под жаберной крышки наружу) сопровождалось синхронным замыканием рта и брызгальца. Приоткрывание ротового отверстия при поднятии передней части черепа могло быть очень незначительным, но все же достаточным при обычном спокойном дыхании. Животное освобождалось в этом случае от обязательного раскрывания рта опусканием нижней челюсти. Движения последней переходят полностью на службу функции захватывания пищи.

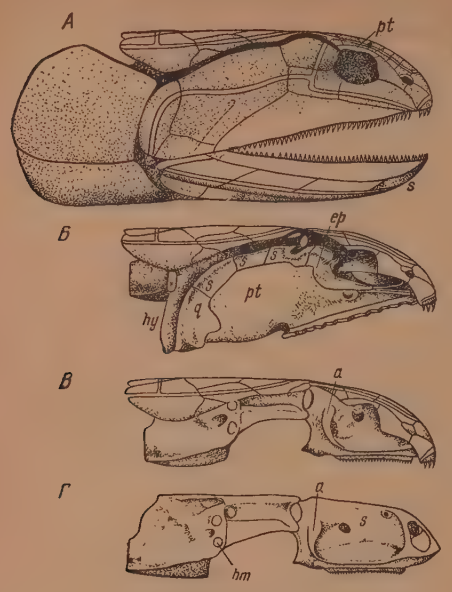

Рис. 9. Osteolepis. Череп сбоку (по Ромеру)

А — череп с покровными костями. *Б* — покровные кости щечной области сняты. Видно положение palatoquadratum с окостенениями (*q, pt, ep, s, s*) и hyomandibulare (*hy*). *В* — черепная коробка с покровными костями крыши; видны оба причленения hyomandibulare и базиптеригоидное причленение palatoquadratum (*a*). *Г* — черепная коробка; переднее и заднее окостенения; *hm* — суставные ямки для причленения hyomandibulare

Иначе разрешалось противоречие между движениями hyomandibulare и малой подвижностью челюстной дуги у Palaeoniscidae (а также, вероятно, и у некоторых Crossopterygii). В этом случае отчленение нижнего конца hyomandibulare — symplecticum сделало связь между hyomandibulare и palatoquadratum весьма подвижной и поэтому дыхательные движения hyomandibulare не встречали каких-либо препятствий.

Выводы

1. Верхние концы жаберных дуг представлены у хрящевых рыб простыми pharyngobranchialia, свободно лежащими под основанием черепной коробки. Такая относительно слабая связь была достаточной при наличии примитивных дыхательных движений, создававших необходимую для жабер смену воды по принципу нагнетательного насоса. Верхние концы челюстной и гиоидной дуг обладали несколько более прочной связью с черепом, определявшейся в основном функцией захватывания пищи. Связь эта осуществлялась у исходных форм посредством pharyngo-

mandibulare и pharyngohyale, которые сохраняются иногда в виде небольших рудиментов. Последние вытесняются мощными epimandibulare (palatoquadratum) и epihyale (hyomandibulare), получающими непосредственную связь с черепной коробкой на месте прежних фарингеальных элементов.

2. У форм, давших начало Teleostomi, прогрессивно развивалась новая форма дыхания, основанная на всасывающем действии жаберных складок и крышек. Эта форма дыхания требовала более активной работы и точности движений висцеральных дуг. Это привело к укреплению имевшихся pharyngobranchialia (infra-) и к развитию дополнительных suprapharyngobranchialia как дорсальных выростов epibranchialia. Первые жаберные дуги получили прочную двойную связь с черепной коробкой. Infrapharyngobranchialia сочленяются с дном слуховой капсулы черепа (между сонной артерией и яремной веной), а suprapharyngobranchialia — с наружной стенкой слуховой капсулы, обыкновенно снаружи от яремной вены. Эта форма связи сохранилась у осетровых рыб и в виде остатков у Polypterini и у Holostei.

3. Двойная связь сходного типа развилась и на гиоидной дуге, как это видно у ископаемых Crossopterygii, имевших два сочленения hyomandibulare с черепом. Медиальная (нижняя) связь занимает положение полностью утраченного (как и у большинства селахий) pharyngohyale; латеральная (верхняя) связь осуществляется помощью дорсального выроста epihyale (соответствующего неотчлененному suprapharyngohyale). Hyomandibulare (epihyale) было ориентировано своим нижним концом назад (подобно epibranchialia) и отводилось при вдыхании в сторону (и вперед). Вместе с тем отводилась и прикрепленная к нему жаберная крышка. Двойная связь hyomandibulare с черепной коробкой определяла траекторию его движений в горизонтальной плоскости. Ведущее значение гиоидной дуги в дыхательных движениях не только жаберной крышки, но и всего жаберного аппарата привело к ее преобладающему развитию. Жаберные дуги утратили активный характер движений, переместились вперед и сконцентрировались под гиоидной дугой с ее крышкой. Одновременно hyomandibulare меняло свое положение и направление своих движений. Нижний конец hyomandibulare перемещается вниз и отводится при вдыхании не вперед, а вверх. Это связано с изменением линии прикрепления hyomandibulare к черепной коробке — из вертикальной она становится косой (нижнее сочленение перемещается вперед) и, наконец, горизонтальной. Движения hyomandibulare переносятся из горизонтальной плоскости в вертикальную. Это изменение произошло как у кистеперых рыб, так и у Chondrostei, у которых оно может быть прослежено в ряду ископаемых форм.

Литература

1. Воскобойников М. М., Очерки по бранхиомерии позвоночных, Зап. Киевск. об-ва естествоисп., 21, 1914.— 2. Воскобойников М. М., Der Apparat der Kiemenathmung bei den Fischen, Zool. Jarhb., Abt. Anatomie, 55, 1932.— 3. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, М., 1939.— 4. Шмальгаузен И. И., К вопросу о происхождении аутостилии двудышащих и наземных позвоночных, Рус. зоол. журн., 3, 1923.— 5. Шмальгаузен И. И., Der Suspensorialapparat der Fische und das Problem der Gehörknöchelchen. Anat. Anz., 56, 1923.— 6. Allis E. Ph., Hyomandibular of gnathostome fish, J. Morph., 26, 1915.— 7. Allis E. Ph., The cranial anatomy of Polypterus, J. Anat., 56, 1922.— 8. Beer de G. R., The development of the vertebrate skull, Oxford, 1937.— 9. Gegenbaur C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 3. Das Kopfskelett der Selachier, 1872.— 10. Hammarberg F., Zur Kenntnis d. ontogenetischen Entwicklung des Schädels von Lepidosteus platystomus, Acta zool., 18, 1937.— 11. Holmgren N., Studies on the head of fishes, I—IV, Acta zool., 21—24, 1940—1943.— 12. Luther A., Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies Stegostoma tigrinum und der Holocephalen, Acta Societ. scient. Fennicae, 37, 1909.— 13. Nielsen E., Studies on triassic fishes from East Greenland. I. Giauco-

pis and Boreosomus, Palaeozoologica greenlandica, I, Copenhagen, 1942.— 14. Romer A. S., Notes on the crossopterygian hyomandibular and brain case, J. Morph., 69, 1941.— 15. Säve-Söderbergh G., On the morphology of triassic stegocephalians from Spitsbergen, Kungl. Svenska Vetenskapsakad., Handl. III, 16, 1936.— 16. Schauinsland H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte u. Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Callorhynchus, Chameleo, Zoologica, 16, 1903.— 17. Stensiö E. A., The dowtonian and devonian vertebrates of Spitsbergen. I. Cephalaspidae, Norske Videnskaps. Acad., Oslo, 1927.— 18. Stensiö E. A. u. Holmgren N., Kranium und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische, Handb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere, IV, 1936.— 19. Westoll T. S., The hyomandibular of Eusthenopteron and the Tetrapod middle ear, Proc. Roy. Soc. B., 865, 1943.— 20. Wijhe J. W., Visceralskelett u. Nerven des Kopfes der Ganoiden u. v. Ceratodus, Niederl. Arch. Zool., 5, 1879—1882.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

О ЗАВИСИМОСТИ РАЗМЕРОВ ЧЕШУИ КОСТИСТЫХ РЫБ ОТ ФОРМЫ ТЕЛА И ХАРАКТЕРА ДВИЖЕНИЯ

М. М. ГРИНБЕРГ

Ленинградский государственный университет

Чешуйный покров костистых рыб обладает очень большим многообразием — размеры чешуи, ее форма, характер ее расположения в коже весьма сильно варьируют.

Как известно, колебания размеров чешуй в различных группах рыб могут быть весьма значительными. Так, самая крупночешуйчатая рыба — Megalops atlanticus имеет чешую до 60 мм длины и 70 мм ширины, а некоторые мелкочешуйные рыбы, например обыкновенная песчанка (Ammodytes tobianus), имеют чешуйки 0,2 мм длины и такой же ширины. Можно привести множество аналогичных примеров. Что касается отсутствия чешуи, то его можно рассматривать как крайний предел уменьшения ее размеров.

Пытаясь разобраться в причинах столь большой изменчивости размеров чешуи и анализируя соответствующий материал, можно предположить, что размер чешуи тесно связан с формой тела и степенью подвижности рыбы. Форма тела рыбы, удивительно разнообразная у представителей разных семейств и неразрывно связанная с соответствующим типом движения, влияние водной среды на тело движущейся рыбы — вот те моменты, которые определяют особенности структуры кожного скелета и, в частности, размеры чешуи.

В литературе имеются только немногочисленные и краткие высказывания отдельных авторов на эту тему, причем никто не ставит вопроса о чешуе как структуре, тесно связанной с внешней средой, формой тела и динамичностью рыбы.

Материалом для данной работы послужили различные костистые рыбы из коллекции Ленинградского университета, из Ихтиологического отдела ЗИН АН СССР, а также собственного сбора. Всего обработано 75 видов. У исследуемой рыбы отмечались следующие промеры: *ce* — длина всего тела, *cd* — длина тела до конца чешуйного покрова, *fd* — длина тушки, т. е. расстояние от жаберной щели до конца чешуйного покрова, *Hh* — наибольшая высота (рис. 1).

Исходя из того, что размеры чешуи в различных местах тела чаще всего неодинаковы, чешуя бралась из девяти условных участков, на которые разбивалось тело. Длина тушки (*fd*) делилась на три равные части, таким образом получились передний, средний и задний участки тела — *A, B, C*. Каждая «треть» тела разбивалась затем по вертикали на три части — спинную, боковую и брюшную, обозначаемые (идя сверху вниз) буквами a_1, a_3, a_5,. В результате получилось девять участков тела: a_1, a_3, a_5, b_1, b_3, b_5, c_1, c_3, c_5, из которых и бралась чешуя для измерения. Измерения чешуи производились штангенциркулем, с точностью до 0,5 мм, а более мелких чешуек — окулярмикрометром, с точностью до 0,1 мм. Из каждого участка мы брали по нескольку чешуек (5—6), из-

меряли длину и ширину чешуи и выводили средние цифры для данного участка тела. Вообще же колебания размеров чешуек, взятых из одного и того же места тела, большей частью незначительны. Длина чешуи (расстояние от переднего до заднего ее конца) обозначается буквой l, ширина чешуи буквой h. В результате измерений чешуи из всех девяти участков тела выводится среднее арифметическое, которое и представляет собой размер чешуи данной рыбы. Помимо измерений чешуи, при просмотре изготовленных препаратов попутно отмечались особенности ее формы и расположения в коже у различных рыб. На рисунках и в таб-

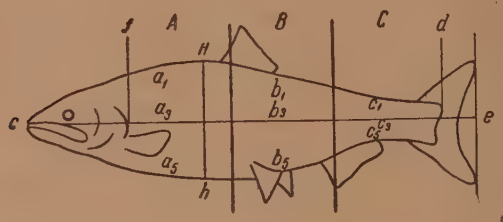

Рис. 1. Схема промеров исследованных рыб. Буквами a_1, a_3, a_5, b_1, b_3, b_5, c_1, c_3, c_5 обозначены участки тела, с которых была взята чешуя для измерений

лицах в качестве размера чешуи берется, для простоты, средняя длина ее для данной рыбы. Следует отметить, что у большинства рыб длина и ширина чешуи не представляют заметных отклонений друг от друга; в тех же случаях, когда чешуя удлинена ($l > h$) или расширена ($h > l$), это отмечено особо.

Чешуя для исследования бралась у рыб, самых разнообразных по форме тела, степени подвижности и образу жизни. Приведенные в работе кривые и графики выражают зависимость, существующую между размерами чешуи и формой тела. Самой существенной особенностью, характеризующей форму и способ движения той или иной рыбы, является степень ее удлиненности. Индексом, выражающим эту относительную удлиненность рыбы, является отношение длины (ce) к высоте (Hh) — $J = \frac{ce}{Hh}$. Классифицируя рыб по форме тела, не обязательно разбивать их, как это принято, на большое количество обособленных групп (например, на двенадцать типов, по Абелю), достаточно взять одно это отношение, которое, в самом общем виде, дает не только характеристику формы рыбы, но и движения, неразрывно с нею связанного.

Кривая рис. 2 показывает взаимоотношение формы тела и размера чешуи. По оси абсцисс откладывается J, характеризующий форму тела (относительную удлиненность), по оси ординат — размер чешуи в миллиметрах. Каждая точка означает собой чешую той или иной рыбы. Соотношение чешуи и формы тела графически выражается гиперболической кривой. Для выяснения того, к какому типу гипербол принадлежит указанная кривая, были произведены соответствующие расчеты. Рис. 3 представляет собой график, где на оси абсцисс отложены логарифмы размеров (удлиненности) тела — $\log x$, а на оси ординат — логарифмы размеров чешуи — $\log y$. То, что точки этого графика группируются вокруг прямой, подтверждает предположение о совершенно определенной зависимости x и y.

Рост любого органа пропорционален в какой-либо степени росту всего организма в целом. Орган может расти иными темпами, нежели

тело; такой рост называется гетерогонией. В нашем случае имеется отрицательная гетерогония, т. е., иными словами, при увеличении размера тела (удлинении тела) имеет место уменьшение размера чешуи.

Для нашего конкретного случая формула относительного роста, найденная путем графической интерполяции, будет иметь такие значения коэффициентов: $y = 891x^{-3,59}$.

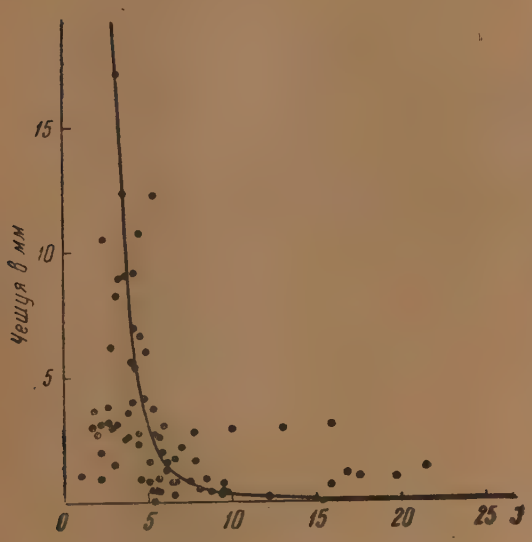

Рис. 2. Гиперболическая кривая, иллюстрирующая взаимоотношения формы тела и размера чешуи у различных рыб. По оси абсцисс отложен J (относительная удлиненность), по оси ординат — размер чешуи в мм

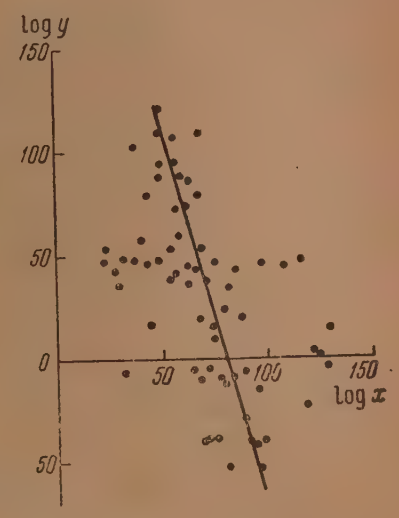

Рис. 3. График, показывающий характер зависимости между $\log x$ и $\log y$ (x — степень удлиненности, y — размеры чешуи в мм). Группировка точек вокруг прямой показывает, что зависимость между x и y может быть выражена определенным уравнением формулы относительного роста

Обратное расчисление по приведенной формуле дало возможность нанести на график рис. 2 теоретическую кривую. Расположение эмпирических точек по отношению к этой кривой показывает, что тип функции уловлен правильно. Не все рыбы попадают на эту кривую, но это вполне объяснимо: ведь форма тела является не единственным, а только одним из многочисленных факторов, которые в своем взаимодействии определяют размеры чешуи. Живой организм во всем своем многообразии не укладывается в рамки простой схемы Но вместе с тем гиперболическая зависимость достаточно хорошо передает «центральную тенденцию» (в понимании статистиков), вокруг которой группируются рыбы. Из рассмотрения кривой выявляется следующая закономерность: рыбы с высоким телом (малым J) обладают наиболее крупной чешуей.

По мере постепенного удлинения тела, а следовательно, и изменения способа движения, вплоть до перехода к угревидному типу, происходит последовательное уменьшение чешуи, доходящее, у некоторых форм, до редукции.

По ходу кривой можно разбить рыб на морфо-экологические группы, каждая из которых будет характеризоваться своими особенностями чешуйного покрова. То же самое видно и на рис. 4, где по оси абсцисс откладывается J, характеризующий форму тела, а по оси ординат — размер чешуи, но уже не абсолютный, а относительный, взятый по отноше-

нию к длине тела. В этом случае мы совершенно избегаем возможной ошибки, принимая в расчет то обстоятельство, что у крупных рыб часто чешуя больше, чем у мелких. Оперируя в данном случае с относительным размером чешуи, взятым в зависимости от размера (длины) тела, мы, таким образом, учитываем влияние этого фактора. На оси ординат (рис. 4) откладывается относительный размер чешуи, выражаемый теперь в значительно меньших единицах — в промилле (‰).

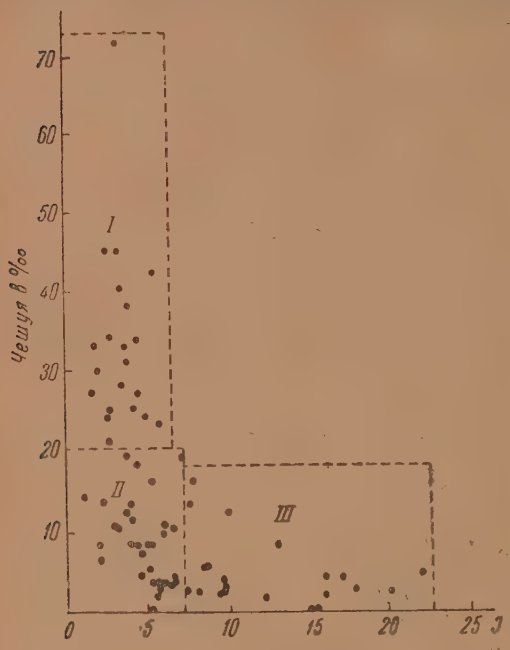

Рис. 4. График, показывающий взаимоотношения формы тела и относительного размера чешуи. По оси абсцисс отложен J, по оси ординат — относительный размер чешуи в промилле. Цифры *I*, *II*, *III* обозначают группы рыб

Полученный график подтверждает общее положение. Размеры чешуи в «чистом виде», освобожденные от влияния размеров тела, точно так же оказываются коррелятивно связанными с формой рыбы. Точки обоих графиков (рис. 2 и рис. 4) большей частью сохраняют свое относительное расположение. Рассматривая рис. 4, можно отметить намечающееся деление рыб на несколько групп.

1-я группа рыб (табл. 1) — крупночешуйные формы с высоким телом, расположены в таблице в порядке уменьшения относительного размера чешуи. Размеры чешуи от 71‰ до 21‰; J — от 1,7 до 5,7.

Как показывают цифры табл. 1, почти все рыбы этой группы обладают высоким телом (малым J) и крупной чешуей.

На рис. 5 изображен соответствующий участок рис. 4, на котором точки с номерами, отвечающими табл. 1, изображают чешую рыб 1-й группы.

Рыбы эти характеризуются весьма малой подвижностью. Большинство из них — обитатели стоячих вод или коралловых рифов. Отсутствие тенденции внутри данной группы (рис. 5) свидетельствует о естественности данной группы.

Кроме крупного размера чешуи, у рассматриваемой группы рыб интересно отметить также своеобразие ее формы. Почти у всех чешуя является широкой ($h > l$). Например:

Брама . . . . . $l = 3{,}8$ мм; $h = 4{,}6$ мм; $h > l$
Pomacentrus . . . . . $l = 2{,}7$ мм; $h = 3{,}4$ мм; $h > l$
Птерикомбус . . . . . $l = 3{,}1$ мм; $h = 3{,}6$ мм; $h > l$ и т. д.

Следующая, 2-я группа рыб, которая очерчивается при рассмотрении рис. 4, объединяет формы со средней и мелкой чешуей и телом умеренной удлиненности. Размеры чешуи от 19,2‰ до 0; J от 1 до 7. Всего 33 вида (номера с 22 по 54 включительно).

Таблица 1

Размеры чешуи у крупночешуйных рыб с высоким телом

№ п/п	Название рыбы	Длина *ce* в мм	Высота *Hh* в мм	*J*	Средн. размер чешуи в мм	Относит. размер чешуи в ‰
1	Pseudoscarus sovd., сем. Scaridae	240	74	3,2	17,1	71
2	Карась (Carassius carassius), сем. Cyprinidae	230	95	2,4	10,5	45
3	Брызгун (Toxotes jaculator), сем. Toxotidae	182	56	3,2	8,3	45
4	Куринский усач (Barbus Cyri), сем. Cyprinidae	290	54	5,3	12,3	42
5	Губан (Labrus prasoctictes), сем. Labridae	225	68	3,3	9,0	40
6	Голавль (Leuciscus cephalus), сем. Cyprinidae	240	57	4,2	9,2	38,4
7	Лещ (Abramis brama), сем. Cyprinidae	182	66	2,7	6,2	34
8	Megalops cyprinoides, сем. Elopidae	194	43	4,5	6,7	34
9	Сазан (Cyprinus carpio), сем. Cyprinidae	270	72	3,7	9,1	33
10	Щетинозуб (Chaetodon striatus), сем. Chaetodontidae	111	61	1,8	3,6	32,4
11	Двухполосый фундулус (Fundulus bivittatus), сем. Cyprinodontidae	112	29	3,8	3,5	31
12	Pomacentrus, сем. Pomacentridae	89	43	2,0	2,7	30
13	Язь (Leuciscus idus), сем. Cyprinidae	430	120	3,5	12,4	28
14	Носач обыкновенный (Chelmo rostratus), сем. Chaetodontidae	107	66	1,7	3,0	27
15	Усач (Barbus fluviatilis), сем. Cyprinidae	400	88	4,5	10,8	27
16	Морской карась (Sargus annularis), сем. Sparidae	120	42	2,8	3,0	25
17	Плотва (Rutilus rutilus), сем. Cyprinidae	205	50	4,1	5,4	25
18	Птерикомбус (Pterycombus brama), сем. Bramidae	128	48	2,6	3,1	24
19	Кефаль (Mugil cephalus), сем. Mugilidae	250	51	4,9	6,0	24
20	Пескарь (Gobio gobio) сем. Cyprinidae	104	18	5,7	2,5	23
21	Брама (Brama longipinnis) сем. Bramidae	180	68	2,6	3,8	21

На рис. 6 изображен соответствующий участок рис. 4. Точки с номерами изображают относительные размеры чешуи рыб 2-й группы. К рыбам этой категории относятся довольно разнообразные формы; вместе с тем проглядывает общая тенденция — уменьшение чешуи в связи с удлинением тела. Но удлиненность тела доходит здесь до известного предела (J не > 7), поэтому указанная тенденция не так ярко выражена. Зато выступает другой фактор, который сильно влияет на форму и на весь внешний облик рыбы,— это быстрота движения в воде. К рассматриваемой группе относятся наилучшие пловцы: лосось (Salmo salar) — рис. 6, № 37, маринка (Schizothorax argentatus) — № 39; ставридка (Trachurus trachurus) — № 47, пеламида (Peamys sarda) — № 48, золотая макрель (Coryphaena hipurum) — № 49, скумбрия (Scomber scombrus) — № 52 и др. Они имеют умеренно удлиненное тело (J от 4 до 6,1) хорошо обтекаемой, веретеновидной формы. Как правило, луч-

шие пловцы имеют мелкую чешую, что видно на рис. 4. Известно также, что самый быстрый пловец — меч-рыба (Xiphias gladius) во взрослом состоянии лишена чешуи.

Несколько особняком по отношению к кривой располагаются такие рыбы, как Psettus sebae, шипоглав, морской окунь (№№ 26, 27, 33). По своим биологическим особенностям они скорее примыкают к 1-й группе рыб. Это формы с высоким телом (J от 1 до 3,2) и чешуей среднего размера. Камбала (№№ 32 и 36) попадает в эту же категорию. Эти высокотелые рыбы имеют сравнительно мелкую чешую.

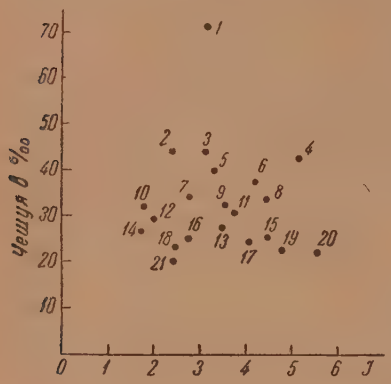

Рис. 5. Участок рис. 4. По оси абсцисс отложен J, по оси ординат — относительный размер чешуи рыб 1-й группы (крупночешуйных). Номера соответствуют названиям рыб в табл. 1

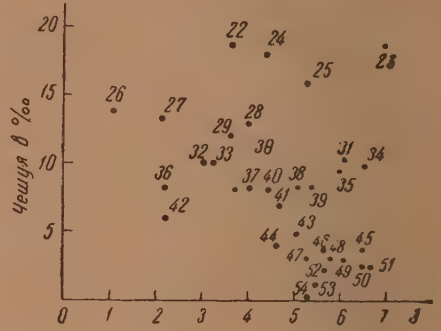

Рис. 6. Участок рис. 4. По оси абсцисс отложен J, по оси ординат — относительный размер чешуи рыб 2-й группы

Камбалы обладают совершенно особым способом движения. О. Абель (Abel [5]) указывает, что личинки камбалы плавают, как симметрично сжатые рыбы. Взрослые плавают на боку колебаниями плавников и всего тела. Таким образом, наличие сравнительно небольшой чешуи у камбал, повидимому, находит себе объяснение в своеобразном способе их плавания, при котором тело делает частые волнообразные изгибы.

Любопытно отметить измельчание чешуи у форм донных и зарывающихся. На рис. 6 можно отметить несколько таких мелкочешуйных рыб. Например, ошибень обыкновенный (Ophidium barbatum) — № 38 — зарывающаяся форма, щиповка (Cobitis taenia) — № 51 — придонная, закапывается в грунт и т. д.

Последняя, 3-я группа, которую можно наметить на рис. 4, это самые мелкочешуйные рыбы с сильно вытянутым телом. В табл. 2 они расположены в порядке уменьшения относительного размера чешуи. Размеры чешуи от 16‰ до 0; J от 7,5 до 21,9.

На рис. 7 изображен соответствующий участок рис. 4, а точки с номерами, отвечающими табл. 2, изображают размеры чешуи рыб 3-й группы. Основная зависимость размеров чешуи от формы тела, выражаемая (как было выше отмечено) в виде гиперболической кривой, наиболее отчетливо видна у рыб этой группы.

У рыб с удлиненным телом происходит уменьшение чешуи, доходящее до редукции. Причину здесь надо искать в изменении способа движения. Когда удлинение тела у рыбы переходит известный «предел» (в данном случае можно условно считать его за $J = 9$), то наступает существенное изменение характера движения — переход к угревидному типу плавания.

Таблица 2

Размеры чешуи мелкочешуйных рыб с вытянутым телом

№ п/п	Название рыбы	Длина *ce* в мм	Высота *Hh* в мм	*J*	Средн. размер чешуи в мм	Относит. размер чешуи в ‰
55	Атеринка черном. (Artherina pontica) сем. Atherinidae	95	12	7,9	1,6	16,0
56	Длиннохвост (Macrurus coelorhynchus), сем. Macruridae	210	27	7,7	2,8	13,0
57	Gonorhynchus abbreviatus, сем. Gonorhynchidae	230	23	10,0	2,9	12,0
58	Полурыл (Hyporhamphus sajori), сем. Hemirhamphidae	355	27	13,1	2,9	8,0
59	Мойва (Mallotus vilosus), сем. Osmeridae	162	19	8,5	0,9	5,0
60	Скомбрезокс (Scombresox saurus), сем. Scombresocidae	79	9	8,7	0,4	5,0
61	Сарган (Belone belone), сем. Belonidae	285	14	21,9	1,4	4,9
62	Lepidopus caudatus, сем. Trachiuridae	640	40	16,0	3,0	4,0
63	Гимнарх (Gymnarchus niloticus), сем. Mormyridae	260	15	17,0	1,1	4,0
64	Вьюн (Misgurnus fossilis), сем. Cobitidae	195	20	9,6	0,7	3,5
65	Маслюк (Pholis gunnellus), сем. Pholididae	156	16	9,7	0,4	2,5
66	Amphipnous cuchia, сем. Symbranchidae	410	23	17,8	1,0	2,4
67	Угорь (Anguilla anguilla), сем. Anguilidae	380	19	20,0	0,9	2,3
68	Бельдюга живород. (Zoarces viviparus), сем. Zoarcidae	295	39	7,5	0,8	2,0
69	Ликодес (Lycodes pallidus), сем. Zoarcidae	195	20	9,7	0,4	2,0
70	Морской налим (Motella triceratops), сем. Gadidae	270	33	8,1	0,5	1,8
71	Лиценхелис (Lycenchelis brachirynnus), сем. Zoarcidae	330	20	16,0	0,6	1,8
72	Лумпенус миноговидный (Lumpenus lampetriformes), сем. Lumpenidae	172	18	9,5	0,3	1,7
73	Обыкновенн. песчанка (Ammodytes tobianus), сем. Ammodytidae	148	12	12,3	0,2	1,3
74	Gymnothorax pictus, сем. Muraenidae	240	16	15,0	0	0
75	Мурена (Muraena helena), сем. Muraenidae	310	20	15,5	0	0

Подавляющее большинство рыб плавает посредством волнообразных изгибов тела и хвоста. В. В. Шулейкин [3] делит всех рыб, двигающихся этим способом, на две группы: угри и все остальные рыбы. У угрей пробегающая по телу волна проходит с постоянной амплитудой, у веретенообразных рыб — с возрастающей к хвосту амплитудой. Пользуясь подводной киносъемкой, можно разложить на отдельные моменты движение рыб.

По телу угря проходит большее количество волн, чем у других рыб, т. е., иными словами, у угрей подвижно все тело, а у остальных рыб наиболее подвижен хвостовой конец. Тело угря, круглое в поперечном разрезе, змеевидно изгибающееся, испытывает при плавании очень большое трение. Морфологические особенности, связанные с угревидным ти-

пом, могут быть в большей или меньшей мере свойственны различным удлиненным рыбам. Из рыб рассматриваемой группы сюда могут быть отнесены вьюн (№ 64), маслюк (№ 65), Amphipnous cuchia (№ 66), угорь (№ 67), ликодес (№ 69), лумпенус (№ 72), песчанка (№ 73), Gymnothorax pictus (№ 74), мурена (№ 75). Из перечисленных рыб наиболее ярко угревидный тип выражен у форм, совершенно утративших парные плавники и окончательно перешедших к змеевидным движениям телом. Интересно, что эти формы голы — они утратили свой чешуйный покров (например, G. pictus и мурена).

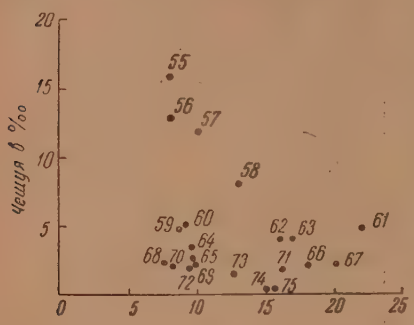

Рис. 7. Участок рис. 4. По оси абсцисс отложен J, по оси ординат — относительный размер чешуи рыб 3-й группы (самых мелкочешуйных). Номера соответствуют названиям рыб в табл. 2

В рассматриваемой группе удлиненных рыб встречаются некоторые исключения. Например, Gonorhynchus abbreviatus (№ 57) и полурыл (№ 58) обладают сравнительно крупной чешуей, но это объяснимо, так как рыбы эти имеют парные плавники и по способу движения, повидимому, отличаются от угревидных рыб.

Заканчивая рассмотрение этой группы, можно еще особо отметить рыб с лентовидным — удлиненным и сильно сжатым с боков телом. Это обитатели нектона и больших глубин. У них тоже имеет место процесс уменьшения и редукции чешуи, причем иногда чешуя отсутствует у форм даже мало удлиненных, но сильно сжатых с боков, например у трахиптеруса (№ 54), относимого к 1-й группе рыб. Из рыб данной группы лентовидными формами с мелкой или редуцированной чешуей являются скомбрезокс (№ 60), Lepidopus caudatus (№ 62), лиценхелис (№ 71).

Итак, можно считать доказанной зависимость между механикой движения, связанной с формой тела, и размерами чешуи у рыб.

Встает вопрос о том, какова же физическая природа этой связи. Тело рыбы при плавании должно изгибаться попеременно в противоположные стороны. Изгибу тела, скажем влево, чешуя, находящаяся на правой стороне тела, не будет оказывать никакого препятствия. Напротив, чешуя, находящаяся на левой стороне, позволит довести изгиб только до некоторой предельной степени кривизны, ибо свободные концы чешуй будут упираться в поверхности соседних чешуй. Разумеется, при изгибе в другую сторону роли сторон переменятся.

Отсюда ясно, что чем меньше будет каждая чешуйка, тем большая кривизна может быть достигнута. Для проверки этого рассуждения было изготовлено несколько моделей. На одинаковые куски плотной материи были нашиты большие картонные пластинки, представлявшие чешую. Расположение пластинок на ткани, их черепицообразное налегание соответствовало положению настоящих чешуй в коже рыб. Полоса материи с искусственными чешуями подвешивалась за края, которые сближались до момента, пока по форме прогиба не начинало чувствоваться сопротивление чешуй. Уже на глаз было видно, что у моделей с крупными чешуями изгиб был слабый, и наоборот. В качестве показателя изгибаемости была взята обратная величина этого предельного расстояния между верхними концами полос (рис. 8). Другими словами был вычислен показатель:

$$c = \frac{100}{x}.$$

Моделей было изготовлено четыре. Длина чешуй на них была 3,0 см, 9,5 см, 19 см, 35 см.

Принимая размер чешуи (x) в качестве независимой переменной, а показатель изгибаемости (c) в качестве зависимой переменной, получаем гиперболическую кривую (рис. 9). Сходство полученной кривой с ранее полученной кривой зависимости размеров чешуи от формы тела очевидно.

Это значит, что одной из главных причин, вызывающих уменьшение чешуи с увеличением подвижности тела, является их механическое сопротивление при изгибании тела.

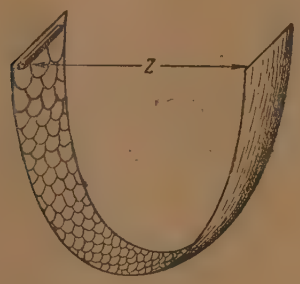

Рис. 8. Схема модели, которая была применена для выяснения показателя изгибаемости при чешуе разного размера

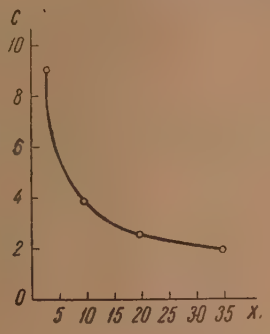

Рис. 9. Гиперболическая кривая, показывающая взаимоотношения показателя изгибаемости тела и размеров чешуи на моделях. По оси абсцисс отложены размеры чешуи в см (x), по оси ординат — показатель изгибаемости (c)

Касаясь вопроса о форме чешуи у сильно удлиненных рыб, можно отметить наличие у них двух разновидностей чешуй. Удлиненные чешуйки ($l > h$) имеют маслюк, A. cuchia, угорь, лиценхелис, L. caudatus; круглые чешуйки ($l = h$) имеют вьюн, ликодес, лумненус, песчанка. Вместе с редукцией размера чешуи у рассматриваемых форм утрачивается, за некоторым исключением (G. abbreviatus, морской налим), также и столь характерное для рыб черепицеобразное расположение чешуи. Совершенно особое, паркетообразное расположение чешуек имеется у угря и ошибня. У большинства других маленькие чешуйки, глубоко- или мелкосидящие, оказываются «разбросанными» в коже.

Выводы

1. Главным критерием, который можно применить для определения формы тела и характера движения различных костистых рыб, является степень удлиненности тела. Индекс (J), выражающий ее, равен отношению длины тела к его высоте.

2. Размеры чешуи костистых рыб функционально связаны с формой тела и степенью подвижности рыбы. Эта зависимость графически выражается в форме гиперболической кривой, являющейся частным случаем принципа относительного роста.

3. Самой общей закономерностью, определяющей эту зависимость, является уменьшение чешуи, связанное с удлинением тела и с сопутствующим ему изменением способа движения — переходом к угревидному движению, при котором изгибается все тело. Мелкие чешуи позволяют телу изгибаться в большей степени, что и проверено на механических моделях.

4. Все рассматриваемые рыбы, соответственно форме своего тела, характеру движения и размерам чешуи, могут быть разбиты на три морфо-экологические группы: 1) рыбы с высоким телом (малым J), малоподвижные, имеющие крупную чешую; 2) рыбы с умеренно удлиненным телом (J не > 7), имеющие среднюю или мелкую чешую; к этой группе, наряду с другими рыбами, относятся наилучшие пловцы с веретеновидным телом, обладающие, как правило, мелкой чешуей; 3) рыбы с длинным телом (J от 7 до 21,9), имеющие мелкую чешую; в этой группе имеет место уменьшение чешуи в связи с удлинением тела и переходом к угревидной форме, характеризуемой особым способом движения, при котором все тело оказывается очень подвижным.

Литература

1. Гессе Р., Тело животного как самостоятельный организм, 1913.— 2. Пучков Н. В., Физиология рыб, 1941.— 3. Шулейкин В. В., Внешняя и внутренняя динамика рыбы, Изв. АН СССР, № 8, 1934.— 4. Шулейкин, Лукьянова, Стась, Гидродинамические качества рыб и дельфина, Изв. АН СССР, сер. географ. и геофизич., № 4, 1937.— 5. Abel O., Grundzüge der Paleobiologie der Wirbeltiere, 1912.— 6. Abel O., Über den wiederholten Wechsel der Körperform im Laufe der Stammesgeschichte der Teleostomen, Bijd. Dierk., Amsterdam, 1922.— 7. Houssay F., Forme, puissance et stabilité des poissons, 1912.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

О ВОСПРИИМЧИВОСТИ ОНДАТРЫ (ONDATRA ZIBETHICA L.) К ТУЛЯРЕМИЙНОЙ ИНФЕКЦИИ

Т. Н. ДУНАЕВА и О. С. ЕМЕЛЬЯНОВА

Лаборатория туляремии (зав.— проф. Н. Г. Олсуфьев) Отдела медицинской паразитологии (зав.— акад. Е. Н. Павловский) ИЭМ им. акад. Н. Ф. Гамалея (директор — член-корр. АМН СССР проф. В. Д. Тимаков) АМН СССР

Данных об экспериментальном изучении восприимчивости ондатр к туляремии в литературе нет. Вместе с тем в некоторых районах, где акклиматизирован этот грызун, неоднократно наблюдался интенсивный падеж ондатр и в некоторых случаях было установлено заболевание туляремией как самих зверьков, так и соприкасавшихся с ними людей (Комарова [2]; Лавров [5]).

Вопрос о значении туляремийной инфекции в регуляции численности ондатры и необходимости развертывания мероприятий по борьбе с эпизоотиями в ондатровом стаде требовал точных данных об отношении этого вида к туляремии. Для разрешения этого вопроса, при содействии сотрудника Заготживсырье Д. С. Берестенникова, в туляремийную лабораторию ИЭМ АМН СССР были доставлены 29 ондатр, отловленных в первой декаде апреля 1949 г. в Нижне-Днепровском ондатровом хозяйстве. В Москву ондатры были доставлены в конце апреля на самолете, в хорошем состоянии. Во всей партии ондатр ни до начала опытов, ни позже не было случаев падежа от посторонних причин.

При постановке опытов мы стремились выяснить следующие существенные моменты, определяющие отношение ондатр к туляремийной инфекции: 1) степень чувствительности ондатр при «стандартном» способе заражения под кожу различными дозами Bacterium tularense по сравнению с другими видами грызунов; 2) степень чувствительности ондатр к туляремии при алиментарном способе заражения; 3) возможность заражения через воду; 4) возможность и пути заражения при контакте здоровых особей с больными.

1. Подкожное заражение

Первый опыт по выяснению чувствительности ондатр при подкожном заражении был поставлен 30 апреля на 10 зверьках (5 самцов и 5 самок). Заражение производилось штаммом B. tularense № 9, выделенным в декабре 1948 г. из трупа обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) во время эпизоотии в природных условиях. Штамм обладал высокой вирулентностью: минимальная смертельная доза для белых мышей соответствовала 0,1—1 микробной клетки бактерийного стандарта ЦГНКИ; белые крысы погибали от доз, соответствующих 10—100 млн. микр. клеток бакт. стандарта.

Ондатры были заражены смывом односуточной культуры B. tularense на среде Емельяновой следующими дозами, соответствующими бактерийному стандарту ЦГНКИ: 1 микр. клетка — 2 зверька, 10 микр. кле-

ток — 2, 100 микр. клеток — 2, 1000 микр. клеток — 2, 10 000 микр. клеток — 2 (во всех опытах было по одному самцу и по одной самке).

При заражении взвесь бактерий в 0,5 см³ физиологического раствора вводилась зверькам под кожу внутренней стороны правого бедра (в паховую область). Одновременно для контроля теми же дозами были заражены белые мыши (по 3 мыши на дозу).

В первые 2—3 дня после заражения ондатры не проявляли видимых признаков заболевания, хорошо ели и были активны. На 5-й день у большинства отмечено падение веса (от 5 до 20%), у некоторых появилось нагноение глаз или же глаза потеряли блеск. У особей, зараженных большой дозой (10 000 микр. клеток), на месте заражения в правом паху появилась припухлость (инфильтрат) и стала прощупываться паховая железа. После 5-го дня ондатры сделались более вялыми, но в большинстве случаев от пищи не отказывались до последнего дня жизни. Падеж ондатр начался на 6-й день после заражения, последняя ондатра пала на 13-е сутки. Выжила 1 ондатра, зараженная 1 микр. клеткой. Впоследствии у нее были проверены иммунологические реакции (аллергии и агглютинации), давшие отрицательный результат.

Результаты опыта представлены в табл. 1.

Таблица 1

Вид животного	Доза микробных клеток				
	1	10	100	1000	10 000
Ондатры	— + 10	+ + 8 13	+ + 8 9	+ + 7 8	+ + 6 11
Белые мыши	— + + 7 9	+ + + 6 6 6	+ + + 5 5 6		

Условные обозначения: — зверек выжил; + зверек погиб от туляремии. Цифры означают срок гибели в сутках.

На вскрытии у ондатр отмечены следующие типичные изменения. Сосуды подкожной клетчатки обычно более или менее интенсивно гиперемированы. Лимфатические железы, лежащие вблизи места внедрения инфекции, реагируют резким увеличением, кровенаполнением, в некоторых случаях некротизированы. При подкожном заражении в правый пах увеличена правая паховая железа и в подкожной клетчатке вокруг нее образуется плотный инфильтрат, иногда сопровождающийся некротизацией тканей. Поясничные лимфатические железы также были резко увеличены, достигая длины 30—35 мм, при норме около 10 мм. Наиболее типичные и резкие изменения отмечены в селезенке. У здоровых ондатр длина селезенки колеблется от 35 до 47 мм, а ширина равняется 8—10 мм. Толщина селезенки у здоровых зверьков составляет всего 3—5 мм, так что селезенка имеет вид тонкой, дряблой ленты. Селезенка ондатр, погибших от туляремии, резко увеличена. Длина ее достигает 65 мм (в некоторых случаях увеличение длины бывает менее резким), а ширина увеличивается более чем вдвое — до 18—20 мм. Селезенка значительно уплотнена, темно-вишневого цвета, иногда светловишневого или малинового. Очень типично появление множественных мелких некротических узелков (отмечено у 17 из 19 ондатр) сероватого цвета, усеивающих поверхность селезенки или пронизывающих ее ткань на всю глубину. На разрезе селезенки обычно заметны фолликулы, и отпечаток на стекле бывает довольно сочным, чем отличается от отпечатков селезенки обыкновенной полевки и водяной крысы, у которых при туляремии селезенка обычно становится плотной и сухой. Отметим, что у этих видов некротические узелки в селезенке развиваются очень редко. В печени типичны следующие изменения: значительное увеличение в объеме, уплотнение, появление участков глинистого цвета на общем вишневом фоне. Некротические узелки встречаются реже, чем на селезенке (у 5 из 9 зверьков при подкожном заражении и у 2 из 10 при алиментарном). Интенсивной некротизации органа, как это наблюдается при поражении селезенки, в печени не происходит; некротические узелки расположены реже и обычно разбросаны по поверхности печени. Надпочечники, которые у ондатр вообще хорошо развиты (до чечевицы — у здо-

рового зверька), у больных туляремией достигают размеров фасоли и бывают резко гиперемированы Почки существенных изменений не претерпевают; в одном случае отмечены точечные кровоизлияния на поверхности почки — признак довольно обычный у больных туляремией полевок. У большинства ондатр легкие были гиперемированы, в некоторых случаях очень резко. Опечения легких не наблюдалось. У 8 из 9 ондатр, погибших при подкожном заражении, и у 5 из 10 — при алиментарном,— в грудной и брюшной полости находилось большое количество серозно-геморрагического эксудата — признак, обычно не встречающийся у других полевок.

Со стороны кишечника обычно наблюдалась гиперемия стенок, в некоторых случаях сопровождавшаяся точечными кровоизлияниями.

Во всех случаях у павших ондатр диагноз туляремии подтвержден обнаружением B. tularense в мазках из органов и выделением культуры непосредственно посевом на свернутую желточную среду. Выделение культуры из органов павших ондатр не представляло затруднений.

Относительно обнаружения B tularense в мазках из органов, необходимого для установления причины гибели зверьков, можно отметить следующее. B. tularense легко обнаруживался в селезенке, обычно располагаясь в виде больших скоплений или сплошными колониями, заполняющими все поле зрения микроскопа. Клеточные элементы органа при этом почти полностью вытеснялись размножившимися бактериями Такое обильное обсеменение оценивается по шкале Голова (Олсуфьев [6]) в 5 баллов. В печени количество микробов так же велико, определяясь 5 баллами или 4 баллами: микробы обнаруживались в каждом поле зрения в виде средней величины кучек. В железах количество микробов на 4—5 баллов, особенно много микробов в некротизированных железах (подчелюстные, поясничные), где B. tularense заполняли собой все поле зрения. В крови B. tularense встречается обычно реже и в меньшем количестве, чем в паренхиматозных органах. У 6 зверьков из 18 бактерии в крови не были обнаружены, а у 6 количество их оценивалось 2—3 баллами, т. е. микробы встречались или небольшими скоплениями в каждом поле зрения (3 балла) или же одиночными клетками и мелкими кучками, иногда фагоцитированными, не в каждом поле зрения (2 балла). У 6 ондатр в крови обнаружено большое количество микробов (4—5 баллов), что типично для большинства восприимчивых к туляремии грызунов. Какой-либо зависимости между инфицирующей дозой, сроком болезни или способом заражения и насыщенностью крови бактериями подметить не удалось.

Подкожное заражение ондатр показало, что чувствительность их к туляремийной инфекции близка к чувствительности белых мышей и других видов семейства мышиных, восприимчивых к туляремии. В частности, обыкновенная полевка (Microtus arvalis), относящаяся к тому же подсемейству Microtinae, что и ондатра, имеет такую же степень чувствительности. При подкожном заражении штаммом № 9 полевки полностью погибали от доз в 5—10 микр. клеток и частично выживали при заражении дозой в 1 микр. клетку. Гибель полевок обычно наступала на 7—8-е сутки, но некоторые особи болели 10—13 суток. Той же чувствительностью обладают и водяные крысы.

2. Алиментарное заражение

Из опытов с обыкновенной полевкой (Олсуфьев и Дунаева) известно, что для заражения зверьков через рот необходимо введение массивных доз B. tularense, во много раз превышающих смертельную дозу при подкожном заражении. Так, обыкновенные полевки не погибают при введении 100 микр. клеток, а при заражении бо́льшими дозами (1000 и 10 000 микр. клеток) часть зверьков выживает.

Исходя из этих данных, мы при проверке чувствительности ондатр к заражению туляремией алиментарным путем применили дозы, соответствующие следующим показателям бактерийного стандарта ЦГНКИ: 1000 микр. клеток — 2 зверька, 10 000 микр. клеток — 2, 100 000 микр. клеток — 2, 1 млн. микр. клеток — 2, 10 млн. микр. клеток — 2, 100 млн. микр. клеток — 2.

Для заражения использована односуточная культура B. tularense, штамм № 9. Одновременно теми же дозами, также через рот, заражены

белые мыши (по 3 мыши на дозу). Заражение ондатр производилось посредством шприца с длинным зондом (10 см), сделанным из иглы, острый конец которой был отпилен и заменен округлым наконечником диаметром 4 мм. Для заражения белых мышей употреблялся зонд меньших размеров. Зонд вводился в глотку зверька, и бактериальная взвесь в количестве 0,5 см³ попадала непосредственно в пищевод, чем обеспечивалось полное поглощение определенной дозы. Возможность поранения слизистой рта и пищевода полностью исключалась, так как круглый наконечник зонда не вызывал (как это прослежено на вскрытии) повреждений.

Результаты опыта по заражению ондатр и белых мышей через рот приведены в табл. 2.

Таблица 2

Вид животного	Доза микробных клеток					
	1000	10 000	100 000	1 млн.	10 млн.	100 млн.
Ондатры	+ + 7 8	— + 6	+ + 6 7	+ + 14 7	— + 7	+ + 5 6
Белые мыши	— + + 5 10	— — + 6	+ + + 5 6 6	+ + + 5 6 7	+ + + 5 5 6	+ + + 5 5 5

Обозначения те же, что в табл. 1.

При алиментарном заражении массивными дозами вирулентного штамма B. tularense из 12 ондатр выжило 2, зараженных дозами 10 тыс. и 10 млн. микр. клеток. Остальные ондатры пали от туляремии в сроки от 5 до 8 суток и 1 ондатра через 14 суток.[1]

Двум выжившим ондатрам была поставлена внутрикожная проба с туляриным, не давшая положительной реакции. Кровянокапельная реакция агглютинации также отрицательна. Повторное заражение вирулентным штаммом B. tularense дозой 100 микр. клеток подкожно вызвало гибель ондатр от туляремии.

Патологоанатомические изменения у ондатр, павших при оральном заражении, не отличаются существенно от таковых при подкожном заражении.

Диагноз туляремии у павших зверьков во всех случаях подтвержден положительной бактериоскопией и выделением культуры возбудителя.

3. Заражение при контакте с больными особями

Из работы Комаровой [2] видно, что ондатры могут заражаться друг от друга при совместном содержании больных и здоровых особей. Наши эксперименты в этом направлении были ограничены небольшим числом подопытных зверьков. К двум парам зараженных ондатр в первый день после заражения было подсажено по одному здоровому зверьку. Из 2 подсаженных ондатр одна погибла от туляремии на 14-й день после начала опыта. Сидевшие с ней особи, зараженные дозой 10 000 микр. клеток (подкожно), погибли на 6-е и 11-е сутки. Вторая подсаженная ондатра осталась живой.

[1] Отдаленность срока гибели этой ондатры указывает на вероятное заражение ее от сидевшей с ней особи, погибшей на 7-е сутки после заражения.

При вскрытии погибшей ондатры установлено, что заражение произошло через рот, так как правая подчелюстная железа была увеличена до размеров крупной фасоли и гиперемирована. Селезенка была резко увеличена, уплотнена, с некротическими узелками. Существенных патологоанатомических изменений со стороны кишечника не отмечено. Общая картина поражений внутренних органов типична. В мазках-отпечатках из органов большое количество B. tularense. Посев из селезенки на свернутую яичную среду дал рост чистой культуры.

Заражение этой ондатры могло произойти при потреблении пищи или воды, инфицированной выделениями больных особей.

Для проверки выделения больными ондатрами микробов туляремии с мочой было поставлено 10 биопроб на белых мышах. Моча ондатр вводилась мышам под кожу в правый пах, в количестве 0,5 см³. Две мыши пали от посторонних причин, а из оставшихся 8 мышей 2 пали на 6-е сутки от туляремии (выделена культура B. tularense). Остальные биопробные мыши остались живыми. Моча от ондатр для заражения мышей взята на 3, 4 и 5-й день заболевания. B. tularense обнаружен в моче, взятой за 2 и 3 дня до гибели ондатр.

4. Заражение через воду

Возможность заражения через воду проверена нами только на одной ондатре. Самец весом 800 г был посажен в помещение, где была поставлена вода, инфицированная B. tularense. Концентрация микробов в воде была велика — 1000 микр. клеток в 1 см³ (5 млн. микр. клеток на 5 л воды). Инфицированная вода находилась у ондатры 2,5 суток. На 5-й день после начала опыта вес ондатры упал на 50 г и правый глаз слегка загноился. На 10-й день вес упал еще на 50 г. На 15-й день вес восстановился и зверек имел вполне бодрый вид.

Очевидно, для заражения ондатр через воду необходима большая концентрация микробов туляремии, тогда как доза в 1000 микр. клеток в 1 см³ оказалась для этого недостаточной.

Обсуждение результатов

Определение восприимчивости ондатр к туляремии показало, что этот вид обладает к данной инфекции такой же высокой чувствительностью, как и другие полевки — водяная крыса, обыкновенная полевка, пашенная полевка, степная пеструшка и др.

Минимальная смертельная доза при подкожном заражении вирулентными штаммами B. tularense для всех этих видов, включая и ондатру, соответствует 1 микробной клетке бактерийного стандарта ЦГНКИ.

При алиментарном заражении ондатра проявляет некоторую устойчивость к инфекции, так как часть зверьков выживает после поглощения массивных доз B. tularense — 10 тыс. и 10 млн. микр. клеток. Минимальная смертельная доза при этом способе заражения не определена.

Как и все высокочувствительные к туляремии грызуны, ондатра погибает от генерализованной инфекции с массивным обсеменением всех органов микробами. Сроки гибели колеблются в зависимости от дозы от 5 до 13 суток. Бактериемия у павших ондатр менее выражена, чем у водяных крыс и обыкновенных полевок, но все же B. tularense в крови обнаруживается довольно часто. Из органов и крови павших от туляремии ондатр посевы легко удаются на свернутой желточной среде.

Заболевание туляремией вызывает характерные патологоанатомические изменения внутренних органов, особенно селезенки.

Диагностика туляремии у ондатр легко осуществима как по типичной патологоанатомической картине, так и по легкости обнаружения микробов в мазках из органов и выделении культуры.

Будучи высоковосприимчивой к туляремии, ондатра болеет этой инфекцией в острой форме с наводнением всех органов, и в меньшей степени крови, бактериями, что следует учитывать при определении ее как источника дальнейшего распространения инфекции. Наши опыты показали, что больные туляремией ондатры могут выделять бактерий с мочой, инфицируя ею корм, воду и т. д. Совместное содержание здоровых ондатр с больными особями может вызвать у них заболевание.

Сравнительно небольшая насыщенность крови больных ондатр бактериями и малое количество эктопаразитов у ондатры (Слудский [7]; Васильев [1]) ограничивают значение последних в распространении туляремии в ондатровом стаде.

Большое значение может иметь контактный способ заражения среди отдельных семей ондатр, вызывающий гнездный падеж всего населения хатки. При повышенной плотности, когда увеличивается количество особей, пользующихся одной и той же территорией, кормовыми столиками, хатками и пр., падеж может приобрести разлитой характер.

В распространении инфекции среди ондатр определенное значение, несомненно, имеет водяная крыса, обитающая в сходных стациях. Поэтому при регулировании численности ондатры нужно также обращать внимание на плотность населения водяной крысы, не допуская массового заселения ею водоемов.

Опыт по выяснению возможности заражения ондатр инфицированной водой показал, что для заражения этим путем необходима очень большая концентрация микробов, вряд ли имеющая место в природных условиях в больших водоемах. Случаи выживания ондатр при алиментарном заражении большими дозами B. tularense свидетельствуют о некоторой трудности проникновения инфекции этим способом. Необходимы дальнейшие опыты по выяснению устойчивости ондатр при алиментарном заражении туляремией.

На основании точного определения восприимчивости ондатр к туляремии мы приходим к выводу, что этот вид обладает высокой степенью чувствительности к данной инфекции, общей, повидимому, для всех полевок. Какова же роль туляремийной инфекции в регулировании численности ондатры? Ответ на этот вопрос может дать лишь конкретное изучение эпизоотий в ондатровом стаде. Следует подчеркнуть, что по наблюдениям последних лет эпизоотии могут не иметь решающего значения в регулировании численности мелких грызунов. Об этом говорят исследования В. Г. Пилипенко и Г. А. Кондрашкина [3] по экологии водяных крыс и развитию среди них эпизоотии туляремии в дельте Волги. То же доказано В. В. Кучеруком и Дунаевой [4] для эпизоотии пастереллеза среди полевок Брандта. Олсуфьев и Дунаева наблюдали в течение 2 лет интенсивное распространение среди мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) эпизоотии рожистой инфекции, не вызвавшей заметного уменьшения численности населения (1949).

Известны случаи, когда уменьшение численности грызунов происходило на больших территориях и в больших масштабах без участия каких-либо эпизоотий, в том числе и туляремийной.

В ондатровых хозяйствах необходимо вести всестороннее изучение причин, вызывающих изменение плотности населения этого ценного зверька, не придавая априорно главного значения одному какому-нибудь фактору. В местах, где отмечаются случаи падежа ондатр инфекционного характера (обилие трупов, гнездный падеж), необходимо проводить бактериологические исследования для установления природы заболевания, так как у ондатр могут развиваться, вероятно, и другие инфекции, свойственные диким грызунам в природных условиях.

Выводы

1. Ондатра восприимчива к туляремии: ее чувствительность к этой инфекции равняется чувствительности других полевок — водяной крысы, обыкновенной полевки и др. При подкожном заражении зверьки погибают от дозы в 1—10 микробных клеток. Длительность заболевания 6—13 суток.

2. При алиментарном заражении ондатры проявили некоторую устойчивость к туляремийной инфекции. Часть особей выжила при поглощении 10 тыс. и 10 млн. микробных клеток. Минимальная смертельная доза при этом способе заражения не выяснена, гибель ондатр имела место при заражении 1000 микробных клеток.

3. Заболевание туляремией вызывает характерные патологоанатомические изменения внутренних органов, особенно селезенки. Резко реагируют на введение инфекции лимфатические железы, по изменениям которых можно судить о месте проникновения микробов в организм.

4. У погибших от туляремии ондатр туляремийные бактерии встречаются в большом количестве во внутренних органах и в крови. Культура легко выделяется прямым посевом на свернутую яичную среду.

5. Ондатры не заражаются туляремией через воду при концентрации 1000 микробных клеток B. tularense в 1 см^3. Необходимы дальнейшие опыты по выяснению значения инфицирования воды для заражения ондатр туляремийной инфекцией.

6. Больные туляремией ондатры могут выделять бактерий с мочой и служить источником заражения других особей. При контакте с больными зверьками здоровые особи заражаются через рот.

7. Для предотвращения развития туляремийной эпизоотии среди ондатр следует поддерживать путем промысла плотность населения зверьков, не допускающую тесного контакта ондатр. Совершенно необходимо в местах, неблагополучных по туляремии, усилить промысел водяных крыс, особенно в годы их массового появления.

Литература

1. Васильев В. В., Ондатра. (Результат акклиматизации в Кондо-Сосвинском заповеднике), М., 1947.— 2. Комарова А. Ф., Ондатра, как резервуар вируса туляремии и ее эпидемиологическая роль в передаче инфекции человеку, Сб. «Эпидемиология и профилактика инфекций», Томск, 1945.— 3. Кондрашкин Г. А., Основные черты экологии водяных крыс (Arvicola terrestris) дельты Волги, Тр. научн. конф., посвящ. 25-летнему юбилею Ин-та «Микроб», Саратов, 1948.— 4. Кучерук В. В. и Дунаева Т. Н., Материалы по динамике численности полевки Брандта, Сборник «Фауна и экология грызунов», вып. 3, 1947.— 5. Лавров Н. П., Ондатра, М., 1947.— 6. Олсуфьев Н. Г., Роль комаров в передаче и хранении туляремии, Вопросы краевой паразитологии, т. 3, 1938.— 7. Слудский А. А., Эктопаразиты ондатры, акклиматизированной в Казахской ССР, Изв. АН Каз.ССР, № 33, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕЩЕНИЕ ЛОСЕЙ В ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Д. Н. ДАНИЛОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего промысла

Лоси издавна населяли хвойные леса заволжской части Горьковской области. Об этом свидетельствует присутствие их костей среди кухонных остатков древних городищ р. Ветлуги (А. Н. Формозов [13]). В дубравах лесостепного нагорья лоси то появлялись, то исчезали вновь при изменении условий существования, в частности при усилении или ослаблении преследования со стороны человека. Первые обстоятельные сведения о лосях Нижегородской губернии относятся к середине прошлого столетия (Д. А. Саламыков [11]). В них сообщается о том, что в 30-х годах лось был редким зверем в губернии и встречался только в заволжской части: в Макарьевском уезде, в лесах и болотах по р. Ветлуге и ее притокам и в смежном Семеновском уезде по р. Керженцу. В других уездах, как лесных, так тем более малолесных, о лосях не было и слуха.

В 50-х годах начался период постепенного, но непрерывного нарастания численности лосей и широкого их расселения. Лоси появились везде не только в лесном Заволжье, но и во многих местах правобережья, произведя переполох среди населения, не видавшего их. В дальнейшем сведения о встрече и добыче лосей стали поступать все чаще, и лось сделался самым обыкновенным представителем местной фауны.

На увеличение количества лосей в этот период в нагорной части губернии указывал и С. А. Бутурлин [4]. Интенсивное размножение лосей и передвижение их к югу во второй половине XIX в. наблюдалось по всей средней полосе Европейской России. Причины этого явления до сих пор не выяснены. В 90-х годах и в последующем десятилетии началось сокращение поголовья; из ряда районов стали поступать сообщения об истреблении лосей и об угрозе окончательного их уничтожения. Особенно сильно пострадало стадо лосей в годы войны.

Начало новому периоду роста численности лосей было положено в 1919 г. постановлением Совета Народных Комиссаров за подписью В. И. Ленина «О сроках охоты и о праве на охотничье оружие». Вторым пунктом этого постановления запрещалась повсеместно всякая охота на лосей и коз. В декрете об охоте 1920 г. и в разработанных на основе его правилах и инструкциях о сроках и способах охоты, опубликованных в последующие годы, запрет охоты на лосей в Европейской России неизменно подтверждался. Было предложено принять решительные меры к охране лосей с привлечением браконьеров к строгой уголовной ответственности. Одновременно с этим росту поголовья способствовало резкое увеличение площади наиболее продуктивных лосиных угодий, а именно лиственных и сосновых молодняков, появившихся в изобилии на вырубках и гарях военных и послевоенных лет.

Первый обзор состояния численности лосей в центральных районах

европейской части СССР, в том числе и в Горьковском крае, сделал П. Б. Юргенсон [16]. По его данным, охватывавшим только часть территории края, постоянное пребывание небольших групп лосей было отмечено в некоторых лесничествах в лесхозах Ветлужского, Краснобаковского, Нижегородского, Выксунского и Арзамасского уездов б. Нижегородской губернии. В лесничествах Семеновского, Павловского, Городецкого, Лысковского, Сергачского и Лукояновского уездов лоси отсутствовали или бывали только проходом. Представление о плотности заселения лосями угодий в тот период дают показатели запаса на 100 км² [1] лесной площади, вычисленные Юргенсоном (см. таблицу).

Уезды	Лесничества и лесхозы	Количество лосей на 100 км² лесной площади
Ветлужский	Пойменное лесничество	0,6
„	Северный лесхоз	0,1
„	Юрьевское лесничество	0,4
„	Троицкое „	2,1
„	Шуйское „	1,3
Краснобаковский	Краснобаковский лесхоз	2,4
Арзамасский	Саконское лесничество	1,5

С этими показателями согласуются в общих чертах данные Л. И. Гиршфельда [5], обследовавшего в конце 1925 г. промысловую фауну Краснобаковского уезда. Общую численность лосей Юргенсон определял для описываемой им территории примерно в 150—200 голов, а показатель плотности в среднем для б. Нижегородской губернии исчислял в 0,10—0,12 лося на 100 км² общей площади.

В последующие годы численность лосей в Горьковском крае продолжала расти. Большой знаток фауны позвоночных Горьковской области А. Н. Формозов [14] писал: «Лоси начали восстанавливаться в числе и теперь во многих лесных районах края снова оказываются не редкими». Примеры быстрого восстановления численности лосей во всех лесных районах области приводятся также в работе И. И. Пузанова, Г. П. Кипарисова и В. И. Козлова [10]. Таким образом, результаты правительственных постановлений о лосях через десять лет стали вполне очевидными.

Систематическое изучение состояния численности лосей в Горьковской области, наравне с другими областями Союза, началось в 1940 г.

Среди накопленных за семилетний период материалов особенный интерес представляют сведения, собранные двукратно по форме специальной анкеты от лесничеств Горьковского территориального управления Главлесоохраны. Первый раз, в 1944 г., сведения поступили от 102 лесничеств, второй раз, в 1946 г., заполненные анкеты вернулись от 83 лесничеств. Принимая во внимание, что эти два учета были разделены сравнительно небольшим промежутком времени, что опросным сведениям свойственны субъективные ошибки и, наконец, что по ряду лесхозов сведения от разных лесничеств дополняли друг друга, материалы двух учетов были обрабатаны совместно, т. е. из двух показаний по одному и тому же лесничеству вычислялось среднее количество, которое и принималось за истинное.

При учете 1944 г. включались северные лесхозы, отошедшие впоследствии к Костромской области. Учет в 1946 г. произведен применительно к современным границам области. Подсчет запасов лосей в соответствии с этим сделан по двум вариантам лесной площади, а именно в старых и новых границах области. Сведения собирались перекрестным опросом лесной стражи и опытных охотников и давались суммарно по каждому лесничеству. Анкета состояла из следующих девяти вопросов: 1) лесная

[1] В работе П. Б. Юргенсона показатели вычислены для 1000 га площади. Пересчет на 100 км² сделан для удобства сопоставления этих показателей с другими.

площадь лесничества в гектарах; 2) количество лосей, живущих в лесничестве постоянно; 3—5) количество быков, коров и телят, выявленное непосредственным наблюдением; 6) численность лосей. бывающих в лесничестве временно или проходом; 7) из скольких голов чаще всего состоят отдельные группы лосей; 8) больше или меньше лосей стало за последние два года и 9) примечание. В последней графе указывались причины изменения численности лосей, данные об их перекочевках или падежах, предложения по упорядочению дела охраны лосей и другие дополнительные сведения.

Всего таким учетом было охвачено 3190 тыс. га леса. Количество лосей на этой площади определено в 2230 голов, что составляло в среднем 7 голов на 100 км² лесной площади, или около 3 голов на 100 км² общей территории [2]. По отдельным лесхозам плотность заселения лосями угодий колебалась от 0,7 на юге до 16,9 на севере. Применительно же ко всему лесному фонду Горьковской области запас лосей был исчислен в 2680 голов при старых границах и в 1720 голов при новых границах области. Сопоставляя эти цифры с аналогичными показателями, вычисленными Юргенсоном для Нижегородской губернии, можно заключить, что численность лосей в области за 18 лет возросла примерно в 15—20 раз. Такие положительные результаты дали принятые меры охраны лосей, совпавшие с общим улучшением состава лосиных угодий в результате интенсивных рубок. Это произошло потому, что лось легко уживается в самых разнообразных условиях, в том числе в густо населенных местностях с интенсивным сельским и лесным хозяйством, держится в непосредственной близости от железных дорог и даже артиллерийских полигонов и для успешного размножения требует только защиты от хищников и браконьеров.

Лоси неравномерно заселяют территорию Горьковской области. Разнообразие физикогеографических условий и связанное с этим зональное распределение растительного покрова накладывает свой отпечаток на размещение запасов лосей по территории. По плотности популяции лосей область делится на четыре части [3], которые различаются по составу и качеству лесного фонда. Применительно к этим частям, совпадающим в общих чертах с принятым естественно-историческим районированием области, мы и излагаем наши материалы.

Северная часть Горьковской области лежит в подзоне елово-пихтовых лесов северного типа. Основной фон ландшафта здесь создают еловые леса с примесью пихты до $^3/_{10}$ состава. Они занимают 40% лесопокрытой площади. На возвышенных и хорошо дренированных местах произрастают рамени с живым покровом из кислицы, брусники и черники, входящие в группу наиболее производительных ельников зеленомошников. На местах избыточного увлажнения на смену им приходят более однообразные и угнетенные в росте ельники долгомошники. Понижения и заболоченные поймы рек занимают еловые согры или по местному «шохры». Эти характерные для нашего севера низкорослые ельники приурочены к топким местам с кочковатым рельефом с покровом из влаголюбивых трав и болотных мхов. Разнообразный, а местами обильный подлесок, меньшая посещаемость «шохр» населением и расположение их возле русел рек делают этот тип угодий хорошей стацией лося. Примерно на одной пятой площади этой части области произрастают сосновые боры. Под влиянием рубок и пожаров хвойные леса уступают место лиственным насаждениям, которые в настоящее время занимают 40% лесопокрытой площади. Главной лесообразующей породой в них является береза. Осина господствует только на 4% площади.

Всего в северной части области на площади 1715 тыс. га было учтено 1680 лосей. Из этого количества 925 голов насчитывалось в 6 се-

---

[2] Показатель для общей территории вычислен нами только с целью сравнения наших данных с данными Юргенсона. Вообще же этот показатель для такого лесного животного, как лось, не имеет значения. Он становится понятным только при учете процента лесистости территории, т. е. при расчете запаса на лесную площадь.

[3] Это деление и показатели плотности по отдельным частям несколько отличаются от результатов обработки сведений только за один 1944 г., но общая картина распределения запасов лосей в области осталась неизменной.

верных лесхозах, отошедших впоследствии к Костромской области. Средняя плотность заселения угодий определилась в 9,8 лося на 100 км² лесной площади. По отдельным лесхозам этот показатель изменялся следующим образом: Межевский — 10,0, Кологривский — 4,4, Ивановский — 6,2, Пыщугский — 13,0, Мантуровский — 5,0, Шарьинский — 9,8, Варнавинский — 16,9, Вахтанский — 18,0, Ветлужский — 9,2, Тоншаевский — 6,8, Уренский — 11,7, Шахунский — 5,6. Средняя плотность лосей в лесхозах, входящих в настоящее время в границы области, составляет 11,9 головы, в то время как в лесхозах более северных она равняется 8,5 лося на 100 км². В северной части размещены основные запасы лосей Горьковской области.

Центральная часть области. Естественными границами на юге для нее служат Волга и Ока. На севере она примыкает к вышеописанному району, а на востоке и западе оконтуривается административными границами области. Отличительной чертой лесов этой территории служит господство сосновых боров, занимающих половину всей лесопокрытой площади. Здесь можно наблюдать, как различные типы сосняков сменяют друг друга в закономерной зависимости от форм рельефа, глубины залегания грунтовых вод и богатства почвы. Главные из них, расположенные в экологический ряд по степени увлажнения почвы: боры лишайниковые, или беломошники, боры заленомошники в составе чистых мшистых боров, боров брусничников, боров черничников и др., боры долгомошники и сфагновые сосняки, которые переходят в сосну по болоту. На долю еловых раменей здесь приходится всего 12%. Приурочены они преимущественно к водораздельным пространствам и поражают богатством флористического состава, имеющего ясно выраженный дубравный колорит. Лиственные леса, так же как и в предыдущем районе, покрывают около 40% площади. Основу их здесь тоже составляют березняки; удельный вес осинников возрастает до 5%. Заметное участие в составе начинают принимать насаждения с господством дуба, липы и ольхи. Молодняки занимают 43% лесопокрытой площади. Следует отметить большой процент (20%) хвойных, главным образом сосновых молодняков, которые везде относятся к излюбленным стациям лося.

В этой части области обследованием было охвачено 985 тыс. га, что составляет 75% от общей лесной площади. Всего на этой территории было учтено 416 лосей. В переводе на площадь это дает среднюю плотность заселения угодий в 4,1 лося на 100 км². По отдельным лесхозам этот показатель изменялся таким образом: Ковернинский — 3,6, Ветлужско-Унженский — 2,1, Краснобаковский — 6,9, Заветлужский — 2,3, Городецкий — 7,3, Семеновский — 5,7, Воскресенский — 5,4, Борский — 8,0, Лысковский — 2,9 и Михайловский — 2,4. Запасы лосей на единицу площади в центральной части области в $2^1/_2$—3 раза меньше, чем в северной. Найти удовлетворительное объяснение такому разительному контрасту пока не удалось. Возможно, что причина кроется в существенных, но тонких различиях в качестве угодий, уловить которые можно или при углубленных экологических исследованиях в натуре или при сравнительном анализе размещения лосей в большом числе географических районов, различающихся по характеру и составу растительности. Предположить, что эта часть более бедна лосями потому, что лежит в полосе боров, т. е. менее благоприятных стаций, чем еловые рамени севера, нельзя. В ряде мест районы с преобладанием сосновых лесов имеют более высокую плотность популяции лося, чем еловые массивы. Так, например, в Московской области наиболее высокая плотность в 14,7 головы на 100 км² свойственна юго-восточной части, покрытой сосновыми борами (Д. Н. Данилов [6]). В сосновых лесах заповедника «Бузулукский бор» запасы лосей на единицу площади достигают наивысших пределов (С. Д. Лялицкая [9]). Возможно, что в данном случае имеют значение различия в проценте лесистости, плотности сельского населения, в местных особенностях нажима на стадо лосей со стороны хищников и браконьеров и др. Одно несомненно, что насыщенность лосями угодий центральной части области далека от своего предела, что надо найти и устранить причины, лимитирующие здесь лосиное поголовье.

Юго-западная часть. Обособленное положение занимают лесные массивы, протянувшиеся широкой лентой вдоль правого и левого берегов Оки. Здесь, так же как и в центральной части, господствуют сосновые боры (46%) и смешанные сосново-еловые леса. Удельный вес еловых раменей сокращается до 5% лесопокрытой площади. Дубравные элементы в них еще более усиливаются. Д. С. Аверкиев [1] почти всю левобережную часть Оки относит к подзоне дубовых раменей, для которых характерны примесь широколиственных пород — дуба, клена, липы, вяза и обильное развитие в подлеске лещины. Лиственные леса также становятся более разнообразными по составу, но господство попрежнему остается за березой (34%) и осиной (10%). Удельный вес дубрав и липняков в лесопокрытой площади увеличивается, но не превышает 1—2%. Значительная часть площади (39%) занята молодняками, преимущественно сосновыми.

Обследованием здесь было охвачено 19 лесничеств 5 лесхозов: Выксунского, Кулебакского, Муромского, Мухтоловского и Павловского. На площади в 356 тыс. га было учтено 135 лосей, что дает средний показатель плотности в 3,8 головы на 100 км². Наибольшее количество постоянно живущих лосей зарегистрировано было в Павловском и Выксунском лесхозах. По состоянию запасов лосей эта часть области стоит близко к центральной, с которой она имеет сходство и по составу лесного фонда.

Южная правобережная часть области расположена в подзоне чистых и остепненных дубрав. Вместе со степной растительностью островки лесов придают ландшафту типичный лесостепной вид. Дубравы подверглись в прошлом усиленному уничтожению, о чем свидетельствует значительная площадь осинников (24%), появившихся на их месте в порядке смены пород. Богатство видового состава, как древесного полога, так и яруса подлеска, а также разнообразие травяного покрова резко отличают эти насаждения от северных типов широколиственных лесов. Хвойные, главным образом сосновые леса играют здесь второстепенную роль. Доля участия их в лесопокрытой площади не превышает 15%. Половина лесопокрытой площади занята молодняками лиственных пород.

В этой части области была обследована сравнительно небольшая лесная площадь (135 тыс. га). Отсутствие лосей было констатировано в Бутурлиновском лесхозе, в Шатковском лесничестве Арзамасского лесхоза, в Ключинском и Зименковском лесничествах Богородского лесхоза, Панзельском лесничестве Лукояновского лесхоза, Работкинском и Котовском лесничествах Работкинского лесхоза. Из Затонского лесничества Работкинского лесхоза поступили сведения о постоянном пребывании двух групп лосей численностью в 5 голов. Кроме того, в этом лесничестве, а также и в некоторых других, были отмечены лоси, которые держались только временно или были проходом. Всего таких лосей на описываемой территории было зарегистрировано 15 голов. На основании этих неполных данных можно сказать, что лоси в дубравной части области постоянно не держатся, а встречаются спорадически, в виде более или менее частых и длительных заходов из основных районов своего обитания.

Чтобы нагляднее представить величину полученных показателей плотности, приведем небольшой сравнительный материал. В Молотовской области, по материалам С. А. Куклина [8], собранным в течение ряда лет опросным путем, плотность лосей в угодьях колебалась в отдельных лесничествах от 3 до 30 голов на 100 км² при средней для всей области в 10,5 головы. Наблюдается большое сходство в состоянии запасов лосей на севере Горьковской области и в Молотовской области. Это сходство хорошо согласуется с подобием лесов сравниваемых территорий. В Московской области, по нашим данным, среднее количество лосей на 100 км² исчисляется в 11,5 головы, в то время как в Горьковской области оно равняется 7 лосям. Близкое сходство в данном случае обнаруживается только с юго-западными районами Московской области, лежащими в подзоне смешанных елово-широколиственных лесов, где средняя плотность популяции выражается в 7,9 головы. Более высокой, чем в

Горьковской области, средней плотностью лосей в угодьях обладают Кировская область и Удмуртская АССР. Меньшие показатели свойственны Калининской, Рязанской и Челябинской областям. Полная аналогия устанавливается с Ивановской областью. Таким образом, Горьковская область по состоянию запасов лосей занимает среднее положение в ряде центральных областей европейской части Союза.

Опыт некоторых заповедников, проводивших усиленную охрану лосей и борьбу с волками, показывает, что продуктивность лосиных угодий может быть значительно повышена. Ближайшим примером может служить Мордовский заповедник. На площади этого заповедника в 51,6 тыс. га в 1944 г. было учтено маршрутным методом 218 лосей. Показатель плотности при таком запасе достигает 42,2 лося на 100 км² (В. В. Козлов [7], Л. В. Шапошников [15]). Еще большая насыщенность угодий выявлена была Л. П. Бородиным [3] в Окском государственном заповеднике — 50 голов на 100 км² угодий. Но и это не предел. Имеются указания, что плотность лосей в угодьях при правильном ведении охотничьего и лесного хозяйства может быть доведена до 100 и более голов.

Анализ сравнительных оценок численности показывает, что запасы лосей в области продолжают неуклонно расти. Из 155 ответов (полученных за 2 года) на вопрос: больше или меньше лосей стало за последние годы? — 80% лесничеств ответили положительно, 7% лесничеств сообщили о стабильности стада и 13% лесничеств указали на уменьшение поголовья. Подсчет ответов отдельно по годам показал, что число сообщений о сокращении численности относительно возрастает. Особенно резко это проявилось в северной части, где сосредоточены основные запасы лосей в области. Поступившие сообщения показывают, что в военное время число случаев незаконной добычи увеличилось и что охрану лосей в настоящее время необходимо усилить. Показательны в этом отношении ответы на вопрос, какими способами добываются лоси. Две трети наших корреспондентов из Горьковской области, где официальный отстрел по лицензиям составлял обычно несколько лосей в год, указали на ружейные способы, а одна треть — на добычу петлями. Ловля петлями это излюбленный способ браконьеров, запрещенный нашим законодательством. Его необходимо искоренять со всей решительностью.

Лоси в Горьковской области чаще всего встречаются группами от 2 до 4 голов. Наиболее типичны группы в 3 головы. На такую численность указывают 32% всех сообщений. Группы в 5 и 6 голов наблюдаются не часто (9% сообщений). Группы более многочисленные встречаются в порядке редких исключений. Существенной разницы между отдельными зонами по величине групп не обнаружено.

Половой состав популяции лосей в области характеризовался таким соотношением быков и коров в половозрелой части стада: быков — 44%, коров — 56%. Процент быков несколько выше в северной части и относительно ниже в центральной и юго-западной частях области. Повторный учет в 1946 г. выявил тенденцию в изменении соотношения полов в сторону увеличения быков в стаде. Сравнение Горьковской области с другими областями показывает, что половой состав популяции лосей везде в общем однообразен. Это обусловливается повидимому одними и теми же историческими причинами, от которых в первую очередь зависит состояние популяции лося.

Некоторое представление о возрастном составе популяции дает количество молодняка в стаде, который составляет 25%. Существенных изменений его в отдельных частях области не установлено. Он оставался на одном и том же уровне (25%) при обоих учетах — 1944 и 1946 гг. В других областях средний процент телят в стаде изменялся в пределах 25—33%. Иной возрастной состав указан Бородиным [3] для Окского заповедника. Количество телят в нем составляло 18% от учтенного поголовья. При сопоставлении этих показателей необходимо иметь в виду,

что вследствие естественного отхода телят в течение года доля участия их в стаде зависит от времени производства учета.

Современный период в жизни популяции лосей Горьковской области знаменуется ростом численности и расселением по территории. В связи с этим создались благоприятные условия для разработки ряда проблем, в частности, темпов восстановления численности, закономерностей стационарного размещения, дальности и путей миграции и др. Если причины, вызывающие депрессию численности лосей, более или менее просты и сводятся в большинстве случаев к непосредственному истреблению этого животного человеком, то процесс восстановления популяции сложен и протекает под влиянием большого числа факторов. Познать этот процесс можно только выявив количественную сторону явления.

Литература

1. Аверкиев Д. С., Растительный покров Горьковского и Кировского краев, Сб. «Природа Горьковского и Кировского краев», Горький, 1935.— 2. Алехин В. В., Объяснительная записка к геоботаническим картам б. Нижегородской губ. Л., 1935.— 3. Бородин Л. П., Учет, размещение и кормовая база лося в Окском заповеднике, Тр. Окского гос. запов., вып. 1, 1940.— 4. Бутурлин С. А., Лоси, М., 1934.— 5. Гиршфельд Л. И., О промысловой фауне зверей и птиц Красно-Баковского уезда Нижегородской губернии, Приложение к материалам к изучению флоры и фауны Центрально-промышленной области, М., 1927.— 6. Данилов Д. Н., Размещение и численность лося, косули и кабана в Московской области, Сб. «Очерки природы Подмосковья и Московской области», М., 1947.— 7. Козлов В. В., Количественный учет копытных в Мордовском заповеднике, Научно-метод. зап. Гл. упр. по запов., вып. IX, 1947.— 8. Куклин С. А., Лоси Молотовской области, Молотов, 1946.— 9. Лялицкая С. Д., Заповедник «Бузулукский бор», Жизнь и знание, № 1, 1941.— 10. Пузанов И. И., Кипарисов Г. П. и Козлов В. И., Звери, птицы, гады и рыбы Горьковской области, Горький, 1942.— 11. Саламыков Д. А., Об охоте в Нижегородской губернии, Нижегор. сб., т. V, Нижний Новгород, 1875.— 12. Станков С. С., Очерки физической географии Горьковской области, Горький, 1938.— 13. Формозов А. Н., Основные черты фауны позвоночных Нижегородской губернии, Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-промышленной области, М., 1927.— 14. Формозов А. Н., Очерк фауны наземных позвоночных Горьковского края, Сб. «Природа Горьковского и Кировского краев», Горький, 1935.— 15. Шапошников Л. В., О численности лосей и методах их учета в Мордовском заповеднике, Научно-метод. зап., Гл. упр. по запов., вып. IX, 1947.— 16. Юргенсон П. Б., Лось в центральных районах европейской части СССР, Сб. «Лось и его промысел», М., 1935.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

НОВАЯ СРЕДА ДЛЯ ЗАКЛЮЧЕНИЯ МИКРОПРЕПАРАТОВ

Академик Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ и Д. В. ВОЛЖИНСКИЙ

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-мед. академии им. С. М. Кирова

Рекомендуемая среда для заключения микропрепаратов применима для препаратов мазков и «толстых капель» крови, мазков фекалий, слизи и культуральных сред с кишечными простейшими, а также препаратов бактерий.

При использовании предлагаемой среды полностью отпадает необходимость применения канадского бальзама и покровных стекол. Опыт заключения в указанный состав препаратов, окрашенных по Романовскому, железным гематоксилином, а также анилиновыми красками, применяемыми в микробиологической технике, показал, что заметного влияния на интенсивность и цветность окраски состав не оказывает.

Пользование данным составом значительно сокращает время, необходимое для высыхания препаратов, по сравнению с заделкой их под покровные стекла в канадский бальзам. Состав дешев, изготовляется из недефицитных продуктов. Он представляет собой раствор полимера метил-метакрилата (органического стекла) в хлороформе в пропорции 4—5 г органического стекла на 100 см^3 чистого, без каких-либо примесей хлороформа (например, хлороформа для наркоза).

Органическое стекло берется для растворения в виде кусочков весом по 3—5 г каждый; растворять опилки органического стекла не рекомендуется: в опилки неизбежно попадают пыль и различные грязевые частицы, которые при заделке препарата могут стать артефактами и испортить его. Для полного растворения кусочков требуется 1—2 суток. Растворение и последующее хранение состава следует производить в плотно закрывающейся широкогорлой стеклянной или металлической посуде. При употреблении нужное количество состава наливают в стаканчик или цилиндрик с ровным верхним краем, который закрывают куском стекла. Следует помнить, что по мере употребления хлороформ будет испаряться и среда будет загустевать. Для того чтобы сохранить нужную консистенцию рабочего раствора, следует добавлять в среду по мере расходования хлороформ из того расчета, что среда высыхает (теряет в объеме) за 1 час на 10% (следовательно, через час работы в среду добавляется хлороформ в количестве 1 : 10 к общему объему).

В готовом для употребления виде состав представляет собой бесцветную, прозрачную вязкую массу, быстро высыхающую на воздухе с образованием прозрачных нитей и пленок. Засохшая среда не растворяется в спирту, воде, маслах, бензине.

Препараты крови, в частности, мазки и толстые капли, содержащие малярийных и других паразитов, в подавляющем большинстве

случаев не заделывались под покровные стекла с канадским бальзамом. Чтобы препараты, окрашенные по Романовскому, не обесцвечивались, необходимо применение xylolum purissimum и нейтрального канадского бальзама, который является весьма дефицитным продуктом. Кроме того, недостаточно тонкие покровные стекла могут затруднять изучение препарата под иммерсионным объективом. По этим причинам препараты, приготовленные для научно-исследовательской работы или для учебно-преподавательских целей, портились и приходили в негодность после нескольких просмотров.

Предлагаемая методика покрытия препаратов крови органическим стеклом позволяет полностью избегнуть указанных выше трудностей и недостатков.

Препарат крови фиксируется и окрашивается обычным способом по Романовскому. Препарат сушится, после чего опускается на короткое время (от 1 до 5 минут, в зависимости от степени загрязнения) в чистый хлороформ для удаления жира, пылевых частиц, остатков иммерсионного масла. Следует заметить, что даже при нахождении в хлороформе в течение суток окраска препарата заметного глазом изменения не претерпевает; держать же препарат в хлороформе длительное время нет никакой необходимости.

Вынутый из хлороформа препарат быстро опускается в цилиндрик (стаканчик) с раствором органического стекла на 1—2 минуты, после чего пинцетом извлекается наружу. (Удобнее и экономичнее опускать в состав сразу два препарата, сложенных вместе лицевыми сторонами наружу. При этом оборотная сторона обоих препаратов остается почти сухой.) Если оборотная сторона препарата испачкалась раствором, ее вытирают сухим полотенцем в момент выемки препарата из состава. Затем препарат кладут на горизонтальную поверхность лицевой стороной вверх под бактериологическую чашку или стеклянный колпак и оставляют до полного высыхания пленки стекла.

Ни в коем случае не следует дышать или дуть на еще не подсохщий препарат. Это приводит не к ускорению сушки, а к порче препарата вследствие помутнения верхнего слоя покрытия. Для ускорения высыхания пленки препарат согревают на поверхности руки. В этом случае препарат высыхает за 3—5 минут. При массовом изготовлении препаратов для практических занятий их высушивают в термостате или в сушильном шкафу при температуре 30—35°. Все указанные предосторожности следует соблюдать в условиях повышенной влажности и пониженной температуры. При нормальной комнатной температуре (17—18°) и умеренной влажности помещения препараты могут сохнуть на открытом воздухе.

Если почему-либо слой органического стекла на препарате помутнеет, то препарат помещают в хлороформ для отмывки на 20—30 минут, после чего препарат снова заключают в раствор органического стекла. Надпись на препарате делают до проведения его через хлороформ — тонким пером чертежной тушью на лицевой стороне предметного стекла. Тушь подсыхает, после чего препарат заключают в органическое стекло, пленка которого должна покрывать всю надпись, которая делается нестираемой. Степень высыхания пленки устанавливается нажимом препаровальной иглой на поверхность покрытия. Если при этом следа не остается — препарат можно считать сухим.

Препараты просматриваются с иммерсионным маслом, которое никакого влияния на состав, покрывающий препарат, не оказывает. После просмотра иммерсионное масло снимается с препарата мягкой сухой тряпочкой, а препарат протирается чистым бензином.

Для препаратов, фиксированных влажным способом, на которых высыхание действует губительно, методика заключения в органическое стекло должна быть несколько изменена.

Фиксированные влажным способом препараты окрашиваются, после чего проводятся через спирты возрастающей крепости (30—70°-абсолютный спирт). Из абсолютного спирта препараты помещаются в карболксилол или ксилол для просветления, из карболксилола препараты переводятся в ксилол (на 3—5 минут), из ксилола в хлороформ (на 3—5 минут), из хлороформа в раствор органического стекла. Последняя манипуляция совершается быстро, чтобы препарат не успел высохнуть. В дальнейшем методика проводится вышеописанным порядком.

Препараты, покрытые органическим стеклом, могут храниться в обычных коробках: им не страшна ни пыль, ни сырость. Данные проверки препаратов, заключенных в органическое стекло год назад, позволяют утверждать, что среда, предлагаемая для заключения препаратов, является индиферентной по отношению к вышеуказанным окраскам.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

О СОХРАНЕНИИ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ЯИЦ COPEPODA, ПРОШЕДШИХ ЧЕРЕЗ КИШЕЧНИК ЛАДОЖСКОГО РИПУСА

М. Л. ГРАНДИЛЕВСКАЯ-ДЕКСБАХ и В. Е. ОЖЕГОВА

Лаборатория гидробиологии Уральского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства

Установление факта резистентности яиц Copepoda к действию пищеварительных соков рыб важно с точки зрения восстановления кормовой базы; тем более интересно было выявить факт непереваривания яиц Copepoda ладожским рипусом, потребляющим этих ракообразных планктона в значительном количестве и обладающим высоким уровнем интенсивности питания.

Вопрос о сохранении жизнеспособности яиц низших ракообразных, прошедших через кишечники рыб, мало освещен в литературе. Нам известна лишь работа Б. С. Грезе [2]. Указанный автор при постановке культур с яйцами Cyclops albidus, C. viridis и C. oithonoides, взятыми из кишечника карася, получил подвижных науплиусов, а затем два последовательных поколения этих циклопов. В сводке А. Л. Бенинг ([1], стр. 81) имеется указание на непереваривание рыбами яиц Copepoda, однако ссылки на определенных авторов не имеется.

Мы поставили опыты с обычными непокоящимися яйцами Copepoda, взятыми из кишечников ладожского рипуса, акклиматизация которого успешно проводится в озерах Урала.

Материалом для нашего исследования послужил ладожский рипус Coregonus albula infraspecies ladogae Pravdin из озера Шарташ Свердловской области, куда он впервые был посажен весной 1946 г. Питание ладожского рипуса в озере Шарташ преимущественно планктонное. Рипус потребляет значительное количество Copepoda и Cladocera. При просмотре содержимого кишечников рипуса мы постоянно находили массовое количество рачков Cyclops strenuus Fisch. и Eudiaptomus graciloides Lill. В момент наиболее интенсивного питания рипуса (в октябре-ноябре и в марте-апреле) количество рачков, констатированное нами в желудках рипуса в возрасте 1+ и 2+ (средний вес 171 и 320 г), иногда доходило до 50 тыс. экземпляров. Б. С. Грезе (1. с.) и нами отмечалась элективность у рипуса по отношению к яйценосным самкам ракообразных планктона, которые, повидимому, являются более заметными и скорее делаются добычей рипуса. Нами подсчитано, что число самок у Copepoda в 3—4 раза превышает число самцов. В момент наиболее интенсивного размножения C. strenuus их самки обычно имеют в каждой из двух яйцевых сумок 15—40 яиц. Следовательно, при захвате рипусом 50 тыс. этих рачков количество заглоченных им яиц может достигать сотен тысяч. Наиболее интенсивное питание рипуса обычно совпадает с моментом максимального развития в озере Шарташ C. strenuus и Eud. graciloides (март-октябрь). В кишечниках рипуса рачки обычно были настолько переваренными, что удавалось обнаружить лишь остатки их хитиновых частей, в то вре-

мя как непокоящиеся яйца этих видов Copepoda даже в заднем отделе кишечника рипуса имели довольно свежий вид. Это привело нас к мысли, что, по всей вероятности, яйца Copepoda, проходя через кишечник рипуса, сохраняют способность к дальнейшему развитию. С марта по май 1948 г. проводились опыты по выявлению резистентности яиц C. strenuus и Eud. graciloides к действию пищеварительных соков ладожского рипуса.

При постановке опытов мы обычно получали ладожского рипуса из озера Шарташ спустя некоторое время (5—72 часов) после его вылова. Для опыта брались яйца C. strenuus и Eud. graciloides как из желудков, так и из кишечников рипуса, причем отбирались наиболее зрелые яйца, начиная от стадии гаструлы. Небольшое количество отобранных яиц помещалось в озерную воду, дважды профильтрованную через двойной фильтр. В контроле бактериологические чашки заполнялись лишь профильтрованной озерной водой. Температура воды в опытах колебалась в пределах 7—18°. Всего нами проделано 9 опытов. В первых 5 опытах мы получали подвижных науплиусов лишь из яиц, взятых из желудка рипуса. Яйца из заднего отдела кишечника (мы выдавливали небольшую порцию содержимого этого отдела кишечника и отбирали лишь зрелые яйца) давали обычно неподвижных науплиусов, особенно в тех случаях, когда промежуток времени между выловом рыбы и началом опыта достигал 48—72 часов. В дальнейшем наше внимание было обращено на промежуток времени от вылова рипуса до начала опыта. Помещая зрелые яйца Copepoda, взятые из заднего отдела рипуса (промежуток времени между его выловом и началом опыта не превышал 20 часов), в воду, мы через 1—3 часа под бинокуляром наблюдали вылупление подвижных науплиусов. Количество вылупившихся науплиусов составляло 2—11% от взятого количества яиц. Через несколько минут после вылупления науплиусы начинали быстро двигаться.

Таким образом, нам удалось установить, что яйца C. strenuus и Eud. graciloides, проходя через кишечный тракт ладожского рипуса, сохраняют способность к дальнейшему развитию. Однако появление в опыте подвижных науплиусов зависело от ряда условий. Одним из них являлся промежуток времени от вылова рыбы до постановки опыта. Чем меньше был этот промежуток, тем скорее и в большем количестве вылуплялись жизнеспособные науплиусы. Небольшой процент (2—11%) подвижных науплиусов в культурах зависел, повидимому, от несовершенства методики опытов, в частности от механического повреждения яиц при их отборе, от недостаточного отмывания яиц от пищеварительных соков и от наличия менее зрелых яиц.

Но если нам в экспериментальных условиях, при всех недостатках методики опытов, все же удавалось получать жизнеспособных науплиусов из яиц, прошедших через кишечный тракт рипуса, то тем более этот факт вероятен в природе, где не исключена возможность дальнейшего развития и метаморфоза науплиусов этих видов.

Резистентность яиц Copepoda по отношению к действию пищеварительных соков рипуса важна как приспособление для сохранения вида. Кроме того, она создает возможность расселения ракообразных планктона сиговыми рыбами при переходе последних из одного водоема в другой и при их интродукции в водоемы мальками или взрослыми особями.

Литература

1. Бенинг А. Л., Кладоцера Кавказа, Грузмедгиз, Тбилиси, 1941.— 2. Грезе Б. С., К вопросу о выживании яиц ракообразных в кишечниках рыб, Русск. гидробиол. журнал, т. II, № 1-2, 1923.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 5

АДАПТИВНЫЕ ЯВЛЕНИЯ В РАЗМНОЖЕНИИ ПУХОЕДОВ ГАЛКИ (COLOEUS MONEDULA L.)

М. И. ЗЕХНОВ

Кафедра зоологии Вологодского педагогического института им. В. М. Молотова

Проблема расселения для паразитов, в отличие от свободно живущих организмов, оказывается часто трудной. В связи с этим у паразитов возникают различные адаптации, обеспечивающие им возможность расселения на новых особях хозяина. Одним из таких приспособлений является увязанность жизненного цикла паразита с жизненным циклом и биологическими особенностями хозяина.

Изучая в течение двух лет в Вологде динамику паразитофауны галки, мы встретились с подобным явлением у ее пухоедов. На 255 галках было обнаружено восемь видов пухоедов. Из них три вида — Degeeriella varia, Myrsidea anathorax и Philopterus guttatus — являются наиболее распространенными и многочисленными. С целью выяснения динамики размножения пухоедов было просмотрено 5766 D. varia, 2002 M. anathorax и 1743 Ph. guttatus и подсчитан процент беременных самок (по отношению к общему числу самок) и процент нимф (по отношению к общему числу пухоедов).

1. Degeeriella varia (N.)

D. varia — наиболее многочисленный и распространенный пухоед галок. Им заражены 81,2% взрослых птиц и 67,6% птенцов. В летнее время D. varia усиленно размножаются в июне и августе (рис. 1). Этот подъем в размножении их совпадает во времени с птенцовым периодом (июнь) и линькой птиц (август). На птенцов D. varia переселяются в середине июня, когда оперение их разовьется настолько, что может дать приют пухоедам. Переселившиеся на птенцов пухоеды размножаются интенсивнее, чем оставшиеся на взрослых птицах. Усиленное размножение D. varia на птенцах и взрослых галках в этот период обеспечивает, во-первых, более широкое расселение их на птенцах и быстрое увеличение их численности. Уже в июне 69,2% птенцов заражены D. varia, в среднем 5,7 экз. В августе процент заражения достигает 100, а численность пухоедов увеличивается в пять раз. В связи с переселением D. varia на птенцов число их на взрослых галках в июле — августе уменьшается в три-четыре раза по сравнению с маем (с 16,5 до 5,3 — 4,1 экз.). Во-вторых, компенсирует ту их убыль на взрослых птицах, которая происходит в летний период в связи с переходом части пухоедов на птенцов, а также в связи с линькой птиц. Средняя интенсивность инвазии их с 4,1 экз. в августе возрастает до 41,4 экз. в ноябре.

Подобный подъем в размножении пухоедов в летний сезон наблюдали у перелетных птиц В. А. Догель и Х. М. Каролинская [1] (у пухоедов стрижа), позднее В. Б. Дубинин [2] (у пухоедов каравайки),

Г. С. Марков [4] (у пухоедов скворца) и М. И. Зехнов [3] (у пухоедов грача).

Второй подъем в размножении D. varia наблюдается в зимнее время. Число беременных самок начинает возрастать уже в ноябре и максимума (44,6%) достигает в январе (рис. 1). Нимфы с ноября по

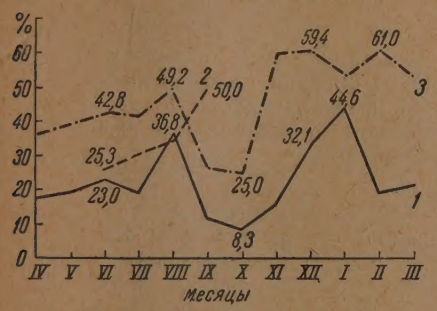

Рис. 1. Процент беременных самок и нимф Degeeriella varia по месяцам. Беременные самки на взрослых галках (*1*) и на птенцах (*2*); нимфы на взрослых галках (*3*)

Рис. 2. Процент беременных самок Myrsidea anathorax (*1*) и Philopterus guttatus на взрослых галках (*2*) и на птенцах (*3*) по месяцам

март составляют более половины общего числа пухоедов. Зимний подъем в размножении D. varia обеспечил стопроцентное заражение галок этим пухоедом в январе и повысил их численность в среднем с 29,6 экз. в декабре до 103,3 экз. в феврале.

Расселение пухоедов в это время значительно облегчается стайным образом жизни галок. Переход пухоедов с одной птицы на другую происходит, видимо, во время ночёвок, когда птицы часто сидят прижавшись одна к другой.

2. Myrsidea anathorax (N.)

Широко распространенный у галок пухоед: он обнаружен у 82,3% взрослых птиц и 56,7% птенцов. В размножении M. anathorax, как и у предыдущего вида, наблюдалось два наиболее значительных подъема: первый в июне (гнездовой период), второй — в декабре (период стайного образа жизни галок). В остальное время года процент беременных самок варьировал, повышаясь в апреле, августе, октябре и феврале (рис. 2).

Июньский подъем в размножении M. anathorax повысил экстенсивность инвазии взрослых галок с 57,1% в июне до 90% в июле и августе и увеличил их численность с 55 экз. в июне до 9,7 экз. в июле и до 13,5 экз. в августе. В связи с этим начавшееся в июне заселение птенцов M. anathorax произошло быстро. Процент заражения их с 30,8 в июне возрос до 92,3 в июле, августе и до 100 в сентябре, а интенсивность инвазии с 1,4 экз. в июне повысилась до 9,4 экз. в июле и до 16 экз. в августе.

В осеннее время (сентябрь, октябрь) интенсивность инвазии птиц понизилась вдвое по сравнению с августом — влияние линьки птиц. Однако подъем в размножении в декабре снова повысил экстенсивность и интенсивность инвазии галок в зимнее время.

3. Philopterus guttatus (N.)

Широко распространенный пухоед галок. Встречался у 68% взрослых птиц и у 60,8% птенцов.

Первый подъем в размножении Ph. guttatus наблюдался в апреле

(рис. 2). В результате интенсивность инвазии галок с 6,1 экз. в апреле возросла до 16,5 экз. в мае, а затем постепенно понижалась к сентябрю в связи с переходом части пухоедов на птенцов, линькой птиц и резким сокращением темпа размножения в летнее время — в июне, июле и августе беременные самки Philopterus на взрослых галках не встречались. Размножение пухоеда в это время происходило на птенцах, куда они переселяются в июне. Процент беременных самок на птенцах постепенно возрастает к осени. Это приводит к быстрому заселению птенцов Ph. guttatus: экстенсивность инвазии повышается с 73,8% в июне до 100% в октябре, а средняя интенсивность с 7 экз. в июне возрастает до 25,7 экз. в июле, после чего понижается к осени (что наблюдалось и у других видов пухоедов галки), составляя в октябре всего лишь в среднем 2 экз. на птицу.

Второй подъем в размножении Ph. guttatus, в отличие от других пухоедов галки, происходит не в зимний сезон, а в осеннее время: в сентябре — ноябре (рис. 2). В связи с этим экстенсивность распространения паразита увеличивается с 33,3% в сентябре до 62,5% в ноябре и 80% в январе, а численность с 3,3 экз. в сентябре возрастает до 17,6 экз. в ноябре и 18,6 экз. в январе — феврале, после чего снова снижается к весне, как и у других пухоедов галки.

В период с декабря по март процент беременных самок Ph. guttatus варьировал от 14,7 в декабре до 9,4 в марте и был значительно ниже, чем у предыдущих видов. Этот факт, быть может, можно объяснить исходя из экологии этого вида. Philopterus обитают главным образом на перьях головы. Яйца откладывают здесь же. В зимнее время пухоеды и их яйца подвергаются большему воздействию внешней среды, в частности низкой температуры воздуха, особенно во время полета птиц, чем пухоеды, обитающие на перьях тела. Поэтому для размножения Ph. guttatus в это время создаются неблагоприятные условия, вследствие чего темп размножения их снижается. Влияние климатических условий на темп размножения пухоедов видно из следующего факта: в зимний сезон 1937—38 г., рано наступивший и гораздо более холодный, чем в 1938—39 г., беременные самки Ph. guttatus вообще не были обнаружены, а у D. varia, обитающих на перьях туловища, процент беременных самок был в два-три раза ниже [3], чем в 1938/39 году.

Литература

1. Догель В. А. и Каролинская Х. М., Паразитофауна стрижа, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 7, сер. биол., вып. 3, 1936.— 2. Дубинин В. Б., Изменения паразитофауны каравайки (Plegadis falcinellus L.), вызванные возрастом и миграцией хозяина, Тр. Астрах. заповедника, вып. 2, 1938.— 3. Зехнов М. И., Динамика паразитофауны галки (диссертация), 1943.— 4. Марков Г. С., Динамика паразитофауны скворца, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 74, сер. биол., вып. 18, 1941.

СОДЕРЖАНИЕ

А. С. Строганова и К. А. Юдин. Вредная деятельность малого суслика в молодых посадках дуба Сталинградской области 385

И. М. Громов и Н. М. Парфенова. Новые материалы по питанию филина (Bubo bubo L.) в полупустынях северного Прикаспия 389

Д. С. Шапиро и А. Г. Тремль. Вредные виды блошек в условиях лесных полезащитных полос 399

А. И. Воронцов. Жуки-кожееды как истребители непарного шелкопряда . . 406

М. Н. Дубинина. Новые данные по морфологии и биологии представителей рода Ligula 417

Н. М. Эдельман. Некоторые закономерности суточного ритма дыхания насекомых 427

И. И. Шмальгаузен. О прикреплении висцеральных дуг к осевому черепу у рыб 435

М. М. Гринберг. О зависимости размеров чешуи костистых рыб от формы тела и характера движения 446

Т. Н. Дунаева и О. С. Емельянова. О восприимчивости ондатры (Ondatra zibethica L.) к туляремийной инфекции 459

Д. Н. Данилов. Численность и размещение лосей в Горьковской области . . 469

Краткие сообщения

Е. Н. Павловский и Д. В. Волжинский. Новая среда для заключения микропрепаратов 473

М. Л. Грандилевская-Дексбах и В. Е. Ожегова. О сохранении жизнеспособности яиц Copepoda, прошедших через кишечник ладожского рипуса 476

М. И. Зехнов. Адаптивные явления в размножении пухоедов галки (Coloeus monedula L.) 478

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Т-06426 Подпис. к печ. 20/IX-1950 г. Тираж 3650 Заказ 521
Форм. бум. 70×108¹/₁₆ Бум. лист 3 Печ. л. 8,22 Уч.-изд. л. 8,9

2-я типография Издательства Академии Наук СССР, Москва, Шубинский пер., 10

Цена 9 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.